N° D'ORDRE
215

ANNÉE 1964

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Christian JUBERTHIE

1re THÈSE : **Recherches sur la biologie des Opilions.**

2e THÈSE : **Mécanismes de défense des Arachnides.**

Soutenues le *1964 devant la Commission d'examen.*

MM. A. VANDEL — *Président.*
E. ANGELIER, A. LEDOUX — *Examinateurs.*
M. VACHON — *Invité.*

PARIS
CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
15, QUAI ANATOLE-FRANCE, 15

1964

N° D'ORDRE
215

ANNÉE 1964

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Christian JUBERTHIE

1re THÈSE : **Recherches sur la biologie des Opilions.**

2e THÈSE : **Mécanismes de défense des Arachnides.**

Soutenues le *1964 devant la Commission d'examen.*

MM. A. VANDEL — *Président.*
E. ANGELIER, A. LEDOUX — *Examinateurs.*
M. VACHON — *Invité.*

PARIS
CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
15, QUAI ANATOLE-FRANCE, 15

1964

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547607_0051

UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

FACULTÉ DES SCIENCES

PERSONNEL

ADMINISTRATION.

MM.	DURAND	Doyen.
	COMBES	Assesseur.

HONORARIAT.

MM.	CAMICHEL	Professeur honoraire, Membre de l'Institut.
	CAPDECOMME	Doyen honoraire.
	CHALAUD	Professeur honoraire.
	DELTHEIL	Recteur honoraire, Doyen honoraire, Professeur honoraire.
	DUPOUY	Doyen honoraire, Membre de l'Institut, Directeur Général honoraire du C.N.R.S.
	FOUCHE	Professeur Honoraire.
	GAUSSEN	Professeur Honoraire, correspondant de l'Institut.
	JACQUES	Professeur Honoraire.
	MIGNONAC	Professeur Honoraire.

PROFESSEURS.

MM.	VANDEL	Zoologie, Membre de l'Institut.
	CATHALA	Chimie Physique et Electrochimie.
	ESCANDE	Mécanique des Fluides, Membre de l'Institut.
	DUPOUY	Physique, Membre de l'Institut.
	CASTERAS	Géologie.
	BEDOS	Chimie.
	CAPDECOMME	Minéralogie.
	DUPIN	Radioélectricité.
	TEISSIE-SOLIER	Electrotechnique.
	NOUVEL	Biologie Générale.
	GALLAIS	Chimie.
	DURAND	Physique.
	FERT	Physique.
	DIEHL	Agronomie.
	COMBES	Calcul différentiel et intégral.
	LESBRE	Chimie Organique.
	BLAIZOT	Physiologie.
	BRUNEL	Physiologie Végétale.
	MORQUER	Cryptogamie.
	HURON	Mathématiques Appliquées.
	MARGULIS	Pédologie.
	TRICHE	Chimie analytique et Spectrographie.
	PASQUALINI	Mathématiques.
	LEDOUX	Zoologie appliquée.
	RIVALS	Agriculture.

	PERRIER	Physique.
	MATHIS.	Chimie.
	ORLIAC	Géochimie et Minéralogie.
	LAFOURCADE	Physique.
	ANGELIER	Zoologie.
Mlle	DE FERRE	Botanique.
MM.	FARRAN	Minéralogie et Géotechnique.
	LAUDET	Physique théorique et Calcul numérique.
	SERFATY	Biologie animale.
	NOUGARO	Hydraulique générale et appliquée.
	LAGASSE	Electrotechnique.
	GARDY	Génie Chimique.
	BLANC	Physique nucléaire.
	BIREBENT	Electronique appliquée.
	VOIGT	Chimie minérale.
	LEREDDE	Botanique.
	LELUBRE	Géologie.
	TROCHAIN	Botanique.
	GOUYON	Mécanique rationnelle et appliquée.
	BAYET	Physique.
	MASDUPUY	Chimie propédeutique.
	LALAGUE	Mathématiques générales.
	DESSENS	Physique du Globe.
	BOUIGUE	Astronomie.
	COUCHET	Physique.
	LEJEUNE	Chimie.
	LASCOMBES	Botanique.
	ASSELINEAU	Chimie Biologique.
	MAURET	Chimie systématique.
	GUMOWSKI	Professeur associé.

PROFESSEURS SANS CHAIRE.

MM.	LACROIX	Techniques agricoles.
	HAMANT	Botanique.
Mme	BRUNEL	Physiologie végétale.
M.	GAUTIER	Physique propédeutique.
Mlle	BERDUCOU	Physiologie végétale.
MM.	MARONI	Chimie.
	SECONDAT	Zootechnie et Hydrobiologie appliquée.
	MIQUEL	Chimie propédeutique.
	RAYNAUD Pierre	Physiologie animale.
	PICCA	Physique.
	PULOU	Minéralogie.
	LACOSTE	Electrotechnique.
	AGID	Physiologie.

MAITRES DE CONFÉRENCES.

MM.	BLANCHARD	Mathématiques
	MERIC	Mathématiques Appliquées.
	COLIN	Physique.
	BEETSCHEN	Biologie générale.
	MONTEL	Chimie.
	COULON	Physique industrielle.
	REY	Botanique.
	CRUMEYROLLE	Mathématiques.
	JOURDHEUIL	Zoologie.
	BUGAREL	Génie chimique.
	CAMBOU	Physique.
	MEDIONI	Psychophysiologie comparée.
	COULOMB	Physique.

	MASCART	Mathématiques.
	POMMIEZ	Mathématiques générales.
	SEVELY	Physique industrielle appliquée.
	THIRRIOT	Mécanique des Fluides.
	DAVID	Physique.
Mme	LECAL	Zoologie.
M.	MIROUSE	Géologie.
Mlle	LAPEYRE	Mathématiques.
MM.	DAT	Mécanique des Fluides.
	PILOD	Physique.
	LARROQUE	Physique.
	BARRANS	Chimie.
	ZALTA	Chimie biologique.
	JEANNIN	Chimie minérale.

CHARGÉS D'ENSEIGNEMENT.

MM.	BOURSIN	Mathématiques.
	CEA	Mathématiques M.P.C.
	THENOZ	Minéralogie et Géotechnie.

SECRÉTARIAT.

M.	ARGILAS	Conseiller Administratif des Services Universitaires.

RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE DES OPILIONS

par Christian JUBERTHIE.

SOMMAIRE

Introduction 12

Matériel et techniques 13

A. — Espèces étudiées 13

B. — Techniques utilisées 14

1. Récolte et transport des animaux (p. 14).
2. Méthodes d'élevage (p. 14).
3. Techniques histologiques (p. 16).
4. Techniques d'étude du développement embryonnaire (p. 18).

Première partie. — Données écologiques et données sur la nourriture des Opilions 19

Chapitre I. — Répartition géographique et biotope des espèces étudiées. 19

A. — *Siro rubens* et *Parasiro coiffaiti* 19

B. — *Scotolemon* et *Pellonychia* 20

C. — *Ischyropsalis* 21

D. — *Odiellus gallicus* 22

Chapitre II. — Données écologiques sur les stations de récolte 22

A. — Caractéristiques écologiques de grottes et d'autres stations d'*Ischyropsalidae* 23

1. *Ischyropsalis luteipes* (p. 23).
2. *Ischyropsalis pyrenaea* (p. 25).
3. *Ischyropsalis strandi* (p. 25).
4. *Ischyropsalis helwigii müllneri* (p. 27).

B. — Caractéristiques écologiques d'une station d'Opilions endogés (*Siro rubens*) 27

C. — Caractéristiques écologiques d'une station d'Opilions muscicoles (*Scotolemon lespesi*) 28

D. — Caractéristiques écologiques de deux stations d'Opilions épigés (*Odiellus gallicus*) 29

1. Variations de la température dans le sol (p. 29).
2. Variations de la température dans les herbes (p. 31).

Chapitre III. — Nourriture des Cyphophthalmes et des Palpatores 32

Résumé de la première partie 34

Deuxième partie. — Données sur les cycles vitaux, la reproduction et le développement 35

Chapitre I. — Cycles vitaux et durée de vie adulte 35

A. — Cycle vital et durée de vie adulte chez les Cyphophthalmes endogés 36

1. Cycle vital et durée de vie adulte de *Siro rubens* (p. 36).
2. Durée de vie adulte de *Siro duricorius* (p. 37).
3. Durée de vie adulte de *Parasiro coiffaiti* (p. 37)

B. — Cycle vital et durée de vie adulte de Laniatores muscicoles, endogés et cavernicoles 37

C. — Cycle vital et durée de vie adulte chez les Palpatores 38

1. Cycle vital et durée de vie des *Ischyropsalis* muscicoles et cavernicoles (p. 38).
2. Cycle vital de deux *Phalangiidae* épigés (p. 39).

D. — Conclusions 40

Chapitre II. — Étude de la reproduction 41

A. — Modes de reproduction 41

1. Différents types d'appareils génitaux mâles (p. 41).
2. Spermatogenèse et évolution des produits sexuels dans les voies génitales mâles (p. 46).
3. Phénomènes externes de la reproduction (p. 50).
4. Réceptacles séminaux et survie des spermatozoïdes chez la femelle (p. 52).

B. — Modalités de la ponte, description des pontes et des œufs. 53

1. Modalités de la ponte (p. 53).
2. Lieu de ponte et description des pontes (p. 54).
3. Description des œufs (p. 57).
4. Fécondité (p. 58).
5. Modifications de la taille des œufs et de la fécondité en relation avec le mode de vie (p. 63).

Chapitre III. — Étude du développement 64

A. — Les périodes de la vie d'un Opilion 64

B. — Période embryonnaire 65

1. Développement embryonnaire d'*Odiellus gallicus* (p. 66).
2. Développement embryonnaire des autres Opilions (p. 74).

C. — Période larvaire 75

1. Période larvaire d'*O. gallicus*, des Palpatores et des Laniatores *Phalangodidae* (p. 75).
2. Période larvaire d'un Cyphophthalme (p. 77).
3. Comparaison des périodes larvaires des Opilions et des Araignées (p. 79).

D. — Période nymphale 80

1. Nombre de stades nymphaux (p. 80).
2. Caractères morphologiques des nymphes (p. 81).
3. Comportement des animaux à l'exuviation (p. 86).
4. Croissance relative des appendices (p. 88).

Résumé de la deuxième partie 91

Troisième partie. — Caractères morphologiques des adultes, phylogénie, et mode de vie 94

Chapitre I. — Structure et régression de l'appareil visuel. 94

A. — Généralités 94

B. — Principaux cas de régression de l'appareil visuel d'après les données de la morphologie externe 95

1. Cyphophthalmes (p. 95).
2. *Nemastomatidae* (p. 96).
3. *Ischyropsalidae* (p. 97).
4. *Phalangodidae* (p. 97).
5. *Travuniidae* (p. 98).
6. *Paralolidae* (p. 99).
7. *Assamiidae* (p. 99).
8. *Triaenonychidae* (p. 99).

C. — Etude histologique de l'appareil visuel et des étapes de sa régression 100

1. Morphologie interne des yeux d'un Opilion épigé (p. 100).
2. Morphologie interne et régression de l'appareil visuel chez les *Ischyropsalis* (p. 102).
3. Morphologie interne et régression de l'appareil visuel dans le genre *Scotolemon* (p. 105).
4. Régression totale de l'appareil visuel chez les *Sironinae* (p. 107).

D. — Données histologiques sur le développement des yeux 107

E. — Conclusions 108

Chapitre II. — Allongement des appendices chez les Opilions 109

A. — Types d'appendices locomoteurs et longueur relative de ces appendices 110

B. — Longueur des appendices chez les espèces cavernicoles 111

1. Allongement des appendices chez les *Sironidae* (p. 111).
2. Allongement des appendices chez les *Ischyropsalidae* (p. 113).
3. Allongement des appendices chez les *Nemastomatidae* (p. 115).
4. Allongement des appendices chez les *Phalangodidae* (p. 117).

C. — Conclusions 118

Chapitre III. — Dépigmentation des téguments chez les Opilions 119

A. — Pigmentation des espèces muscicoles et muscicoles-cavernicoles 119

1. Coloration du tégument chez *Ischyropsalis luteipes* (p. 119).
2. Coloration du tégument chez *Scotolemon lespesi* (p. 120).

B. — Dépigmentation des espèces cavernicoles 121

1. Dépigmentation chez *Ischyropsalis strandi* (p. 121).
2. Dépigmentation dans le genre *Scotolemon* (p. 121).

C. — Conclusions 121

Chapitre IV. — Relations entre la régression de l'appareil visuel, la dépigmentation et l'allongement des appendices 122

A. — Relation entre la dépigmentation des yeux et celle des téguments. 122

B. — Relation entre la régression des yeux, l'allongement des appendices et la dépigmentation 123

Résumé de la troisième partie 124

Quatrième partie. — Influence des facteurs du milieu sur le développement et la reproduction 126

Chapitre I. — Facteurs externes et période embryonnaire 126

A. — Etude écologique de la période embryonnaire d'un Opilion épigé 126

1. Développement des œufs dans le sol en hiver (p. 126).
2. Relations entre la température et le développement embryonnaire (p. 127).
3. Relations entre l'humidité et le développement (p. 134).

B. — Etude écologique de la période embryonnaire d'un Opilion troglophile 138

1. Relations entre la température et le développement (p. 138).
2. Relations entre l'humidité et le développement (p. 140).

Chapitre II. — Facteurs écologiques et période nymphale 141

Chapitre III. — Facteurs écologiques et reproduction 142

A. — Influence de la température sur la fécondité 142

1. *Scotolemon lespesi* (p. 142).
2. *Ischyropsalis luteipes* (p. 143).

B. — Influence de la température sur la taille des œufs 144

Résumé de la quatrième partie 145

Cinquième partie. — Température et tératologie expérimentale 147

Chapitre I. — Production expérimentale de symélies, de cyclopies, d'hétérosymélies, de polymélies et de schistomélies par action de la température. 148

A. — Protocoles expérimentaux communs aux différentes expériences 148

B. — Première série d'expériences : recherche des symélies 149

C. — Deuxième série d'expériences : recherche des différentes monstruosités 151

D. — Troisième série d'expériences : recherche des stades sensibles à l'action de la température 154

Chapitre II. — Étude des embryons syméliens et cyclopes 155

A. — Différents types d'embryons syméliens et fréquence de ces types 155

B. — Différents types d'embryons cyclopes 158

C. — Formation des ébauches symèles 158

1. Modifications de la forme de l'embryon (p. 158).
2. Fusion des ébauches des appendices (p. 158).

D. — Développement embryonnaire des ébauches symèles, et caractères morphologiques des appendices larvaires et nymphaux .. 159

1. Symélie limitée aux articles basaux de deux appendices locomoteurs (p. 159).
2. Symélie de tous les articles des pattes, à l'exception de la moitié distale du tarse (p. 161).
3. Symélie totale de deux pattes (p. 161).
4. Symélie totale de deux pattes, accompagnée d'atrophie (p. 163).
5. Symélie des pédipalpes (p. 164).
6. Symélie des chélicères (p. 164).
7. Conclusions (p. 166).

E. — Etude histologique des larves et des nymphes symétiennes. 167
F. — Apparition et développement de la cyclopie 167
G. — Mécanismes embryonnaires perturbés par les températures tératogènes lors de la fusion des ébauches homologues 168
H. — Anomalies entraînées par les symélies 171
I. — Comparaisons avec les autres Arthropodes 173

Chapitre III. — Étude des hétérosymélies 174
A. — Différents cas d'hétérosymélie et fréquence 174
B. — Formation et différenciation des ébauches hétérosymèles 175
C. — Mode de fusion et structure des appendices hétérosymèles ... 177
1. Hétérosymélie pédipalpe - patte 1 (p. 177).
2. Hétérosymélie chélicère - pédipalpe (p. 180).
3. Hétérosymélies ternaires et quaternaires (p. 183).
D. — Discussion et conclusions 183

Chapitre IV. — Étude des schistomélies 185
A. — Schistomélies combinées à des hétérosymélies 185
B. — Schistomélies indépendantes 186

Chapitre V. — Étude des polymélies 189
A. — Fréquence et localisation des polymélies 189
B. — Origine de cette monstruosité et structure des appendices surnuméraires 189
1. Pattes surnuméraires provenant de la duplication des pattes 4 (p. 191).
2. Pattes surnuméraires d'origine indéterminée (p. 192).
3. Conclusions (p. 193).

Résumé de la cinquième partie 193

Sixième partie. — Étude de la neurosécrétion 196

Chapitre I. — Étude succincte du système nerveux central 197
A. — Situation et forme du système nerveux central 197
B. — Neurilemme 197
C. — Anatomie du système nerveux central 198
1. Le syncérébron (p. 198).
2. La masse nerveuse sous - œsophagienne (p. 199).
D. — Système sympathique stomato - gastrique 199
1. Nerf rostral (p. 200).
2. Nerf récurrent (p. 200).
3. Nerfs pharyngiens (p. 200).
4. Nerfs œsophagiens et organes œsophagiens (p. 200).

Chapitre II. — Étude du système neurosécréteur des Opilions 202
A. — Données acquises chez les *Phalangiidae* 202
B. — Neurosécrétion chez *Trogulus nepaeformis* 203
1. Cellules neurosécrétrices protocérébrales - plaques paraganglionnaires (p. 203).
2. Cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes et cheminement du produit de neurosécrétion vers les plaques paraganglionnaires (p. 206).
3. Plaques paraganglionnaires (p. 207).

C. — Neurosécrétion chez les *Ischyropsalidae* 210
D. — Neurosécrétion chez les *Phalangodidae* 211
E. — Neurosécrétion chez les *Sironidae* 212
F. — Comparaison avec les autres Arthropodes 213

Chapitre III. — Formations « glandulaires » dans le système nerveux des Opilions 215
A. — Structure des formations « glandulaires » 215
1. Chez les adultes (p. 215).
2. Chez les nymphes (p. 217).
B. — Comparaisons 218

Résumé de la sixième partie 219

Conclusions générales 221

Bibliographie 224

Planches (Explication) 237

AVANT-PROPOS.

Les recherches exposées dans ce mémoire ont été commencées au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Toulouse, et leur objet m'a tout naturellement conduit à les poursuivre au Laboratoire souterrain du Centre National de la Recherche Scientifique. Monsieur le Professeur Vandel, Membre de l'Institut et Directeur du Laboratoire souterrain, après m'avoir orienté vers la recherche scientifique, m'a toujours prodigué conseils et encouragements, et m'a fait profiter de sa vaste connaissance des problèmes biologiques ; je tiens à lui exprimer ici ma profonde et respectueuse gratitude.

Mes remerciements et ma reconnaissance vont également à Monsieur le Professeur Vachon qui a bien voulu me parrainer au Centre National de la Recherche Scientifique, et qui à l'occasion de mes séjours au Laboratoire de Zoologie du Muséum national d'Histoire naturelle m'a toujours encouragé. Il m'a conduit à orienter mon travail essentiellement sur les Opilions ; ses conseils et ses grandes connaissances de la biologie des Arachnides m'ont été très précieux et ont beaucoup contribué à l'avancement de ce travail. En m'autorisant l'accès à la riche collection Simon, il m'a permis d'assurer une base systématique sûre et indispensable à mes recherches.

Je tiens à remercier Monsieur le Professeur Delamare Deboutteville des encouragements qu'il m'a prodigués et de l'intérêt qu'il a porté à mon travail.

Je remercie vivement Monsieur le Professeur Ruffo du Museo civico di Storia naturale de Vérone et Monsieur Pretner de l'Institut Raziskovanje Krasa de Postojna de leur aide lors de mes récoltes d'Opilions cavernicoles respectivement en Italie du Nord et en Slovénie.

INTRODUCTION.

Les Opilions constituent un des groupes les plus importants parmi les Arachnides, le nombre de leurs espèces s'élevant à 3000 environ. Ils vivent dans des milieux très divers : cavernes, sol proprement dit (horizons inférieurs, humus, litière), annexes directes du sol (mousses, vieilles souches), plantes herbacées, troncs d'arbres. Le peuplement de ces divers milieux terrestres ne s'est pas fait indifféremment. En effet, les groupes qui possèdent les caractères morphologiques les plus primitifs, tels que les *Cyphophthalmi* sont des habitants du sol, tandis que les groupes présentant les caractères les plus évolués, tels que les *Phalangiidae*, ont conquis une strate plus aérienne, celle des herbes et des troncs d'arbres. On conçoit aisément que les familles ayant des contacts étroits avec le sol renferment de nombreuses espèces cavernicoles, tandis que celles qui sont les plus spécialisées dans le milieu épigé ne comptent aucune espèce cavernicole.

Presque tous les travaux effectués chez les Opilions sont relatifs à des espèces épigées, la majorité d'entre eux concernant les *Phalangiidae*. Les caractères morphologiques et biologiques des espèces de cette famille, en particulier de *Phalangium opilio*, qui est l'espèce la plus connue, ne sauraient, cependant, être considérés comme représentatifs de l'ensemble des Opilions. Les *Phalangiidae* présentent, en effet, des spécialisations très poussées telles que l'important développement des yeux et l'allongement considérable des appendices, et des simplifications dans la structure de nombreux organes, en particulier des glandes odorantes (Juberthie 1961c), modifications qui ne se retrouvent pas dans d'autres familles.

Une étude comparée de la biologie des Opilions doit donc être faite en fonction des milieux dans lesquels ils vivent et en fonction de leur position phylétique et de leurs caractères morphologiques.

Je me suis particulièrement attaché à l'étude du développement, des cycles vitaux, de la reproduction et des mécanismes neurosécréteurs. Ceci m'a conduit à rechercher les facteurs écologiques qui conditionnent la biologie des espèces épigées, endogées et cavernicoles, et à mettre en évidence les modifications que présentent les animaux cavernicoles au point de vue biologique et morphologique. J'ai été ensuite conduit à rechercher l'influence des facteurs écologiques sur le développement, la fécondité, et la morphogenèse, à démontrer le rôle tératogène de la température chez certaines espèces, et à provoquer expérimentalement des monstruosités simples chez les Opilions.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES.

A. — Espèces étudiées.

Le choix des espèces étudiées a été dicté par plusieurs impératifs dont les plus importants sont : — la nécessité d'avoir au moins un représentant des différentes familles européennes et de chacun des principaux biotopes ; — la nécessité de pouvoir récolter au fur et à mesure des besoins un nombre suffisant d'individus dans des stations bien définies.

La liste des espèces étudiées est la suivante (1) :

Cyphophthalmi.

Sironidae.

Siro rubens Latreille 1802*	endogée.
Parasiro coiffaiti Juberthie 1956	endogée.

Laniatores.

Phalangodidae, Phalangodinae.

Scotolemon lespesi Lucas 1860*	muscicole, lapidicole.
Scotolemon doriae Pavesi 1878*	endogée en France, cavernicole en Sardaigne.
Scotolemon lucasi Simon 1879	cavernicole.
Querilhacia querilhaci (Lucas 1866)*	muscicole, troglophile.

Travuniidae.

Peltonychia clavigera (Simon 1789).	muscicole, troglophile.

Palpatores.

Trogulidae.

Trogulus nepaeformis (Scopoli 1763)	endogée.

Ischyropsalidae.

Ischyropsalis luteipes Simon 1872*.	muscicole-cavernicole.
Ischyropsalis nodifera Simon 1879*.	muscicole-cavernicole.
Ischyropsalis superba Simon 1881*.	muscicole-cavernicole.
Ischyropsalis pyrenaea Simon 1872*.	cavernicole à moyenne altitude.

(1) Les espèces marquées d'un astérisque ont fait l'objet d'un élevage complet, à partir de l'œuf.

Je conserve la division classique des Opilions en trois sous-ordres, Cyphophthalmi, Laniatores, Palpatores, malgré la tentative de Silhavy (1960) de les diviser en cinq sous-ordres.

Ischyropsalis helwigii müllneri Hamann 1898.. cavernicole.
Ischyropsalis strandi Kratochvil 1936 ..... cavernicole.
Sabacon vizcayanum Simon 1879..... muscicole.

Nemastomatidae.
Mitostoma pyrenaeum (Simon 1879)..... muscicole.

Phalangiidae.
Sclerosomatinae.
Homalenotus quadridentatus (Cuvier 1795)*.. sub-épigée.
Oligolophiinae.
Odiellus gallicus Simon 1879* ..... épigée.
Phalangiinae.
Liobunum rotundum (Latreille 1798)..... épigée.
Phalangium opilio Linné 1761 ..... épigée.

B. — Techniques utilisées.

1. Récolte et transport des animaux.

Les Opilions sont chassés à vue ; ils sont transportés dans des boîtes, le plus souvent en plastique, dont le fond est garni d'argile dans le cas des animaux cavernicoles et endogés, de mousses humides dans le cas des muscicoles, d'herbe humide dans le cas des épigés. Ces boîtes sont, pour certains cavernicoles, mises dans des récipients isolants préalablement amenés à la température de la grotte ; dans ces conditions, le transport, même à longue distance, n'entraîne aucune mortalité.

2. Méthodes d'élevage.

Les Opilions vivent dans des milieux trop différents pour qu'une seule méthode d'élevage convienne à toutes les espèces. J'ai donc réalisé des élevages de différents types, se rapprochant le plus possible, au point de vue de l'humidité, de la température et de l'obscurité, des conditions que ces animaux subissent dans leur milieu naturel. Après avoir obtenu la reproduction et des cycles vitaux semblables à ceux qui peuvent être observés dans les stations de récolte, j'ai apporté des simplifications dans mes méthodes d'élevage, dans la mesure où elles ont été sans influence néfaste sur les résultats. J'ai, de ce fait, utilisé seulement trois modes d'élevage principaux.

a. Méthode d'élevage d'un Opilion épigé (*Odiellus gallicus*). — Les jeunes sont élevés isolément ou en petits groupes dans des boîtes de Pétri, de 6 à 12 cm de diamètre, appropriées à leur taille ; ces boîtes renferment, d'un côté, un carré de papier Joseph constamment humide, de l'autre, un morceau de papier Joseph sec, froissé ou plié

en U, sur lequel les animaux se tiennent en général et auquel ils se suspendent pour muer. Les boîtes sont soit disposées dans une pièce à la température du laboratoire, soit mises dans une étuve à température constante (16°C) et éclairées dans ce cas 4 heures par jour. Cette technique d'élevage est très simple et concilie dans l'espace restreint d'une boîte de Pétri deux besoins apparemment opposés de ces animaux : une atmosphère sèche, et de l'eau à volonté pour boire et compenser les pertes d'eau par le tégument.

La ponte ne peut être obtenue dans ces récipients, car elle nécessite un substrat meuble, et, de plus, des racines et des tiges de plantes la favorisent. Les adultes des deux sexes sont mis par couples ou en groupes dans des cristallisoirs de 500 cm^3 à 3 l, recouverts d'une plaque de verre avec ou sans fenêtre grillagée. Le fond est recouvert, d'un côté, d'une couche de terre sèche sur laquelle les animaux se tiennent le plus souvent, de l'autre, d'une couche de terre humide qui sert de pondoir et dans laquelle est piqué un petit pied d'herbe ; un morceau de papier Joseph maintenu gorgé d'eau permet aux Opilions de boire. Les cristallisoirs sont placés dans une pièce bien éclairée.

Les pontes sont enlevées, déposées sur du papier Joseph humide dans une boîte de Pétri, et maintenues à 11°5 C.

b. Méthode d'élevage des Opilions endogés (*Siro rubens* et *Scotolemon doriae*) et des Opilions muscicoles de petite taille (*Scotolemon lespesi*, *Querilhacia* et *Peltonychia*).

Les jeunes et les adultes sont mis isolément, en groupes ou par couples, dans des boîtes en plastique rectangulaires, de 6 cm de large sur 10 cm de long, préalablement lavées 48 heures à l'eau courante. Le fond des boîtes est garni d'argile bien aplanie ou de terre argileuse non compacte ; dans le cas des espèces muscicoles, des brins de mousses sont disposés sur une partie du substrat. Celui-ci est humidifié de temps en temps avec quelques gouttes d'eau. Les boîtes sont mises à l'obscurité dans une salle située en sous-sol, dont la température passe progressivement de 10° C en hiver à 17° C en été mais ne subit pas de variations journalières. Les œufs sont laissés dans les boîtes d'élevage ou déposés, comme précédemment, dans une boîte de Pétri sur du papier Joseph humide.

c. Méthode d'élevage des Opilions muscicoles-cavernicoles et cavernicoles (*Ischyropsalis*).

Les adultes sont mis par couples ou en groupes dans des cristallisoirs de 3 à 5 litres, fermés par une plaque de verre. Des morceaux de roches concrétionnées ou non sont agencés dans les cristallisoirs, dont le fond est recouvert d'argile ; pour *Ischyropsalis luteipes I. nodifera*, *I. superba*, des brins de mousses et des morceaux de bois mort sont de plus ajoutés. L'argile et les morceaux de roches sont humidifiés de temps en temps ; une coupelle d'eau est déposée sur le fond argileux. Les espèces pyrénéennes sont mises à l'obscurité

dans la grotte de Moulis à 11°5 C, température qui leur convient parfaitement, tandis qu'*Ischyropsalis strandi* est placé à 5-6° C.

Les jeunes sont élevés isolément dans des boîtes de Pétri appropriées à leur taille, dont le fond est entièrement recouvert de papier Joseph abondamment mouillé. Un morceau de papier Joseph humide, plié en U, ou des brins de mousses, sont placés d'un côté afin de permettre aux animaux de se suspendre pour muer. Dans ces boîtes, l'atmosphère est saturée en vapeur d'eau et le substrat très humide ; les animaux s'y développent parfaitement.

3. Techniques histologiques.

Les animaux ont été fixés, soit *in toto* après section des appendices et des derniers segments abdominaux, soit en deux moitiés, l'une antérieure, l'autre postérieure, aux liquides de Halmi, de Helly, de Bouin et de Bouin-Hollande additionné de 10 % de sublimé. Les pièces, incluses à la paraffine après passage dans deux bains de salicylate de méthyle, ont été débitées en coupes sériées de 5 et 7,5 µ d'épaisseur dans le cas général, et de 10 et 15 µ pour l'étude du système nerveux et du cheminement du produit de neurosécrétion.

L'étude topographique a été faite après des colorations dites générales : hémalun-picro-indigocarmin, hémalun-éosine, hématoxyline de Heidenhain-érythrosine, Mann-Dominici.

L'étude de la neurosécrétion a été faite à l'aide des colorations suivantes : hématoxyline chromique-phloxine selon Gomori (1941), fuschine paraldéhyde-hématoxyline de Groat-picro-indigocarmin selon Gabe (1953*b*, 1955), bleu alcian-hémalun-phloxine selon Herlant (1958), le pH de la solution de bleu alcian étant soit de 2,5 à 3, soit de 0,3. Cette dernière coloration est une coloration trichrome très fine qui permet de faire, chez les Opilions, non seulement l'étude du produit de neurosécrétion mais encore l'étude histologique générale des animaux. Je l'ai utilisée le plus fréquemment, et je pense qu'il est utile de préciser les détails techniques qui m'ont donné les meilleurs résultats.

Lames déparaffinées, hydratées.

Oxydation permanganique en milieu acide.....	2 m. à 10 m., jusqu'à coloration marron-brun
Solution de MnO_4K à 2,5 % ..... 1 vol.	
Solution de SO_4H_2 à 5 % ..... 1 vol.	
Eau distillée ..... 6 vol.	
Blanchiment par le bisulfite de sodium à 2 %	jusqu'à décoloration
Lavage à l'eau courante	5 m.
Bleu alcian à pH 2,5 à 3	10 m. à 20 m.
Bleu alcian à 1 % ..... 100 cm^3	
Acide acétique cristallisable ..... 1 cm^3	

Lavage à l'eau courante	5 m.
Hémalun	1 m. 30 s. à 4 m.
Virage à l'eau courante	10 m.
Phloxine à 0,25 %	1 m. à 2 m.
Lavage très rapide à l'eau distillée.	
Acide phosphotungstique à 5 %	1 m. à 2 m.
Lavage à l'eau courante	5 m.
Déshydratation, montage au baume du Canada.	

Il est à noter que la solution de bleu alcian à pH 2,5 à 3 se conserve plusieurs mois. Les temps de coloration varient selon les espèces, parfois selon les individus et selon les stades du développement. C'est ainsi que, chez *Odiellus gallicus,* les temps de coloration sont de plus en plus longs au fur et à mesure que l'on passe de l'embryon âgé, à la larve, puis à la première nymphe. J'ai préféré rechercher dans chaque cas le temps optimum de coloration par la phloxine, plutôt que de surcolorer et de différencier.

L'étude du système nerveux a été faite à l'aide d'imprégnations argentiques ; j'ai utilisé la technique d'Holmes (1947), après avoir adapté aux Opilions cette méthode originellement mise au point pour le système nerveux périphérique des Vertébrés.

Les meilleurs résultats ont été obtenus après une fixation assez longue au liquide de Carnoy (12 à 18 heures), et avec les modalités techniques suivantes :

Imprégnation dans un premier bain de nitrate d'argent à 20 % dans l'eau distillée, à la température du laboratoire et à l'obscurité	2 h.
Rinçage à l'eau distillée (3 bains)	5 m.
Imprégnation à 37°, à l'obscurité, dans un second bain de nitrate d'argent à 1 % en solution tamponnée	24 à 48 h.
Eau distillée	494 cm³
Acide borique à 12,4 g par litre	55 cm³
Borax à 19 g par litre	45 cm³
Nitrate d'argent à 1 %	1 à 2 cm³
Pyridine, solution aqueuse à 10 %	5 à 10 cm³
Réduire sans rincer dans la solution suivante	2 à 3 m.
Hydroquinone	1 g
Sulfite de sodium cristallisé (NA2 SO3, 7 H2 O)	10 g
Eau distillée	100 cm³

Les coupes doivent devenir beige-marron ; dans le cas contraire, on allonge la durée d'imprégnation, ou on augmente la dose de pyridine ou celle de nitrate d'argent.

Rinçage à l'eau distillée (3 bains)	5 m.
Virage dans une solution de chlorure d'or à 0,2 % dans l'eau distillée	3 à 4 m.

Les coupes doivent devenir blanches.

Rinçage à l'eau distillée (3 bains) ..... 5 m.
Réduction dans une solution d'acide oxalique à 2 % dans l'eau distillée ..... 3 à 15 m.

Il est nécessaire de suivre au microscope l'intensification de la coloration des axones, et d'arrêter la réduction lorsqu'ils sont noirs, avant que le fond de la préparation ne devienne également noir.

Rinçage à l'eau distillée (3 bains) ..... 5 m.
Fixation dans une solution d'hyposulfite de sodium à 5 % dans l'eau distillée ..... 5 m.
Lavage à l'eau courante ..... 10 m.
Déshydratation et montage au baume de Canada.

Cette méthode relativement simple donne des résultats réguliers ; elle a été appliquée avec succès à certains Aptérygotes (non publié), aux Symphyles (Juberthie-Jupeau, 1963) et aux Diptères (Larsen, 1960) ; Blest (1961) l'a légèrement modifiée, en utilisant des dérivés de la pyridine, pour l'appliquer aux Orthoptères et aux Hyménoptères après fixation au Bouin alcoolique ; il est à noter que ce fixateur ne permet pas d'obtenir de bons résultats chez les Opilions.

L'étude de l'appareil visuel a été faite sur coupes dépigmentées, obtenues après oxydation par un mélange de permanganate de potassium et d'acide sulfurique suivie d'un blanchiment par le bisulfite de sodium ; les coupes ont été colorées par l'hématoxyline de Heidenhain-éosine-vert lumière, le Mann-Dominici, l'hémalun-picro-indigocarmin, le bleu alcian-hémalun-phloxine.

4. Techniques d'étude du développement embryonnaire.

Le développement embryonnaire a été suivi sur le vivant à la loupe binoculaire. Chez certaines espèces, par exemple chez *Ischyropsalis luteipes*, la transparence du chorion permet l'observation de l'embryon. Chez d'autres espèces, par exemple chez *Odiellus gallicus*, l'opacité du chorion empêche toute observation si l'œuf est laissé à l'air libre ; pour que l'observation devienne possible, il suffit de le plonger dans de l'huile de paraffine ; le passage des œufs dans ce milieu neutre n'empêche pas leur développement, et des œufs de cette espèce, laissés dans l'huile de paraffine après 6 jours de développement à 11°5 C, se sont développés normalement. De Fonbrune (1949) précise, d'ailleurs, que les gaz diffusent à travers l'huile de paraffine, de même que la vapeur d'eau si la couche d'huile est assez mince.

PREMIÈRE PARTIE.

DONNÉES ÉCOLOGIQUES ET DONNÉES SUR LA NOURRITURE DES OPILIONS.

Chapitre I.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET BIOTOPE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES.

A. — *Siro rubens* et *Parasiro coiffaiti.*

Les espèces *Siro rubens* et *Parasiro coiffaiti* appartiennent aux Cyphophthalmes. Ceux-ci ne renferment que la famille des *Sironidae* et groupent 48 espèces ; 41 sont typiquement des espèces endogées vivant à faible profondeur dans le sol, sous les climats tropicaux et tempérés, et 7 sont des espèces exclusivement cavernicoles : *Speleosiro argasiformis* Lawrence 1931 d'Afrique du Sud, *Siro noctiphilus* Kratochvil 1940, *S. minutus* Kratochvil 1937, *S. teyrovskyi* Kratochvil 1937, *S. silhavyi* Kratochvil 1937, *S. gjorgjevici* Hadži 1933 et *Tranteeva paradoxa* Kratochvil 1958 des Balkans. Les *Sironidae* présentent des caractères évolués propres à l'ensemble des Opilions tels que la condensation de la masse nerveuse, des caractères très spécialisés tels que la structure et le mode d'utilisation de leurs glandes odorantes (Juberthie, 1961*c* et *d*), et des caractères considérés comme plus primitifs que ceux des autres familles tels que les tarses unisegmentés, l'orifice génital ouvert traduisant un moindre avancement des sternites abdominaux entre les hanches des pattes. La faune française continentale ne renferme que deux espèces : *Siro rubens* et *Parasiro coiffaiti.*

Siro rubens, trouvé pour la première fois par Latreille en 1796 à Brive (Corrèze), est localisé dans la région sud-ouest et sud du Massif Central, ainsi que je l'ai déjà montré (1957*b*). Cette espèce vit dans la terre, à faible profondeur lorsque le sol est assez humide, mais s'enfonce en période de sécheresse ; c'est ainsi qu'en été, je l'ai trouvée à un mètre de profondeur dans les mollasses desséchées

de la région toulousaine, circulant dans les fissures de la terre et dans les galeries de vers. Après un violent orage, par contre, je l'ai observée se déplaçant à l'air libre sur les faces humides de pierres ombragées dans la forêt de la Grésigne (Tarn). Cette espèce est abondante, en toutes saisons, dans les stations qui restent constamment humides, dont le sol, riche en radicelles, n'est pas compact. Les sols qui la renferment sont assez variés : sols argileux sur grès et schistes, sols forestiers sur granit, et mollasses. Ses stations, ombragées et le plus souvent exposées au Nord, sont localisées dans les forêts de Chênes, de Hêtres, de Châtaigniers et de Pins sylvestres, aussi bien au fond des vallons qu'au sommet des collines.

J'ai décrit *Parasiro coiffaiti* des Pyrénées-Orientales et de la province de Gérone (1956*b*) ; des récoltes complémentaires ont permis de préciser son extension géographique (1957*b*) : Vallespir et régions limitrophes, provinces de Gérone et de Barcelone. Son biotope est du même type que celui du *S. rubens*.

B. — *Scotolemon* et *Peltonychia*.

Les espèces étudiées appartiennent aux Laniatores, groupe qui renferme près de 2000 espèces, le plus souvent tropicales, et qui est représenté en France par 9 espèces seulement appartenant aux *Phalangodidae* (*Scotolemon lespesi, S. lucasi, S. terricola* Simon, *S. doriae, Querilhacia querilhaci*) et aux *Travuniidae* (*Peltonychia clavigera, Kratochviliola navarica* Simon, *Arbasus caecus* Simon, *Abasola sarea* Roewer).

Chez les *Phalangodidae*, les données de Simon (1910, 1911, 1913), de Roewer (1935), de Kraus (1959, 1961) ainsi que mes récoltes, permettent de conclure que *Scotolemon lespesi* est très abondant dans les Pyrénées centrales, tant sur le versant français (Haute-Garonne, Ariège, Aude) que sur le versant espagnol (provinces de Lerida et de Huesca) ; cette espèce est également signalée de quelques stations dans les Pyrénées-Orientales, les Monts Cantabriques, l'Andalousie et les Baléares. Sur le versant nord des Pyrénées, elle est localisée dans une zone comprise entre 300 et 1400 m d'altitude environ, et vit en très grande abondance dans les mousses et sous les pierres. Elle est signalée de nombreuses grottes mais dans bien des cas, il s'agit d'une espèce différente (cf. p. 117).

Des travaux de Lucas (1866), Simon (1879, 1910, 1911, 1913), Roewer (1935), Lagarrigue (1950), Dresco (1952*a*), Juberthie (1957*b*) et Magné (1962), il ressort que *Querilhacia querilhaci* est localisée dans la région ouest et sud-ouest de la France. Signalée de très nombreuses grottes de ces régions, considérée parfois comme troglobie, elle vit également dans les mousses, sous les pierres et les morceaux de bois humides.

Scotolemon doriae est une espèce endogée en Italie péninsulaire (Riviera, Apennins, Rapolano Terme) et en France méridionale

(Alpes-Maritimes, Haute-Garonne, Hérault) (Pavesi 1878, Roewer 1935, Juberthie 1957*b*) ; elle vit, en effet, dans la terre à quelques centimètres de profondeur, dans les trous de vers ou de mulots, dans les fissures, sous les pierres enfoncées, et à la base des mousses en période très humide. D'après Cerruti (1961), elle est cavernicole en Sardaigne.

Chez les *Travuniidae*, *Peltonychia clavigera*, décrite de la grotte de Betharram, a été retrouvée dans de nombreuses grottes du Lot, de l'Hérault, de l'Ardèche et de la province de Guipuzcoa (Espagne). Cette espèce ne vit pas exclusivement dans les grottes, car je l'ai récoltée en très grande abondance dans les mousses d'un talus exposé au Nord, près d'Olhette (Basses Pyrénées).

C. — *Ischyropsalis.*

Les *Ischyropsalidae* sont des Palpatores qui appartiennent au phylum des Troguloïdea (*Trogulidae*, *Nemastomatidae*, *Ischyropsalidae*). Ils sont répandus dans la zone tempérée nord (Amérique, Europe, Japon) ; les espèces européennes se répartissent entre les genres *Sabacon* et *Ischyropsalis*, ce dernier pouvant être considéré comme strictement européen. De façon générale, les espèces du genre *Ischyropsalis* vivent dans des milieux humides, frais, obscurs ou peu éclairés.

Ischyropsalis luteipes. — En France, cette espèce est localisée dans le Massif Central et sur le versant nord des Pyrénées centrales et orientales, entre 100 et 2000 m d'altitude environ (Dresco 1952*b*, Juberthie 1961*a*). Elle vit dans les pertes de cours d'eau, les galeries de mines désaffectées, ainsi que dans les mousses gorgées d'eau, situées près de ruisseaux, près de sources ou sur des parois humides, rocheuses ou argileuses ; elle peut également être récoltée à la face inférieure de vieux morceaux de bois humides et de pierres non enfoncées.

Ischyropsalis pyrenaea. — L'aire de répartition de cette espèce couvre les Pyrénées centrales et la région nord-ouest de l'Espagne. Dans les Pyrénées, elle vit dans des grottes situées entre 500 et 1500 m d'altitude ; dans la zone inférieure de son peuplement, c'est-à-dire entre 500 et 1000 m environ, je ne l'ai jamais rencontrée à l'extérieur des grottes où je n'ai toujours trouvé qu'*Ischyropsalis luteipes*. Dans la zone supérieure de son peuplement, il est assez vraisemblable qu'elle vive à la fois dans les grottes et dans des mousses humides, mais les récoltes sont encore trop rares (1) pour donner une idée exacte des lieux qu'elle habite.

Ischyropsalis strandi. — Cette espèce est actuellement connue de 9 grottes situées dans trois massifs montagneux de la bordure sud

(1) Un seul exemplaire a été récolté hors d'une grotte par A. Vandel (Dresco, à paraître).

des Alpes italiennes, le Monte Baldo, les Monti Lessini et le Monte Maggio ; cinq de ces grottes sont situées dans la partie la plus élevée des massifs, et, dans les Monti Lessini, dans une zone karstique en grande partie recouverte de pâturages et dépourvue d'arbres. Les *Ischyropsalis strandi*, jeunes et adultes, vivent en petit nombre dans la zone obscure et profonde de ces grottes, sur les parois plus ou moins humides et aux voûtes. L'habitat de cette espèce est-il limité aux grottes, ou est-il plus vaste ? La récolte, par S. Ruffo, d'un exemplaire adulte dans la très petite grotte du Buso de la neve de la Gaïbana rend probable un habitat plus vaste, comprenant les fissures et les diaclases peu profondes. On peut également se demander si ces animaux vivent toute l'année dans ces grottes dont la faune est le plus souvent très pauvre, ou si celles-ci leur servent de refuge lorsque la température extérieure est trop élevée (en été, notamment). Il est à noter que la région haute des Monti Lessini n'offre que très peu de biotopes favorables à ces animaux en dehors des grottes, et qu'elle est recouverte de neige une grande partie de l'année ; *I. triglavensis* Hadži, ayant déjà été récolté sur la neige, il serait nécessaire de rechercher si cette espèce n'est pas nivicole une partie de l'année.

D. — *Odiellus gallicus.*

Cette espèce appartient à la famille des *Phalangiidae*, dont les espèces sont les seules à correspondre réellement au terme de « Faucheur » ; elle constitue au sein des Palpatores le second phylum, celui des Phalangioïdea. *Odiellus gallicus* est répandu à peu près dans toute la France, dans des régions à basse et moyenne altitude, et vit dans de grandes herbes.

Chapitre II.

DONNÉES ÉCOLOGIQUES SUR LES STATIONS DE RÉCOLTE.

J'ai recherché certaines des caractéristiques écologiques des milieux dans lesquels vivent les Opilions. Il suffit d'étudier un seul milieu lorsque les espèces y accomplissent la totalité de leur cycle vital (ponte, développement et vie adulte), tandis que l'étude de deux biotopes s'impose pour celles qui n'accomplissent par leur cycle vital au même endroit, telles les espèces épigées qui vivent dans les herbes et pondent dans le sol. Le nombre des facteurs écologiques

susceptibles d'être étudiés est limité par le mode de vie de certaines espèces ; par ailleurs, je n'ai retenu que les facteurs dont le rôle sur le cycle vital et le développement était primordial et susceptible d'être démontré dans ce travail (cf. IV[e] et V[e] partie). De ce fait, j'ai principalement étudié la température et l'humidité.

Au point de vue géographique, ces recherches portent sur quelques stations de la zone tempérée, localisées sur la bordure ouest du

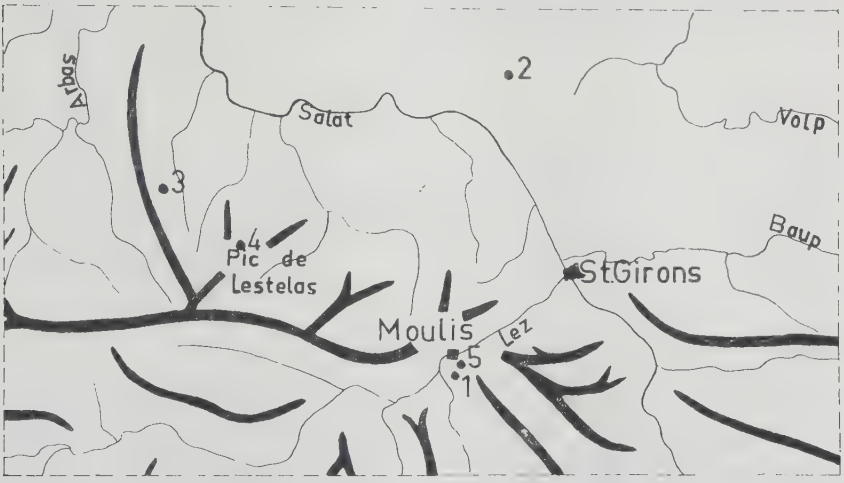


Fig. 1 — Localisation des stations étudiées dans les Pyrénées ; 1. Station de *Scotolemon lespesi* ; 2. Grotte de Touasse-Peyrou ; 3. Grotte de l'Espugne ; 4. Grotte de Lestelas ; 5. Station d'*Odiellus gallicus*.

Massif Central, sur le flanc nord des Pyrénées centrales aux environs de Saint-Girons et du Laboratoire souterrain (fig. 1), sur la bordure sud des Alpes italiennes, aux environs de Vérone (fig. 3).

A. — Caractéristiques écologiques de grottes et d'autres stations d'*Ischyropsalidae*.

1. *Ischyropsalis luteipes*.

J'étudie successivement les deux biotopes les plus caractéristiques de cette espèce : les pertes de cours d'eau et les mousses.

a. Perte de cours d'eau : Grotte de Touasse-Peyrou (1) (Ariège) (fig. 1).

Cette grotte, qui s'ouvre à 400 m d'altitude, constitue la perte d'un cours d'eau temporaire, à sec en été, sujet parfois à des crues violentes. Les apports exogènes en végétaux (morceaux de bois, feuil-

(1) Les Opilions de cette grotte sont rapportés à l'espèce *I. pyrenaea* par Coiffait (1958), or tous les exemplaires que j'ai récoltés sont des *I. luteipes*.

les, détritus variés) et en animaux (Mollusques, larves et adultes de Myriapodes et d'Insectes), introduits par le ruisseau, sont très importants.

La température ne présente pas de variations journalières après les quinze à vingt premiers mètres de la galerie ; elle est, cependant, loin d'être uniforme et constante dans la grotte ; elle présente en effet,

— des variations annuelles de l'ordre de 2 à 3° C ainsi que le montre la fig. 2 ;

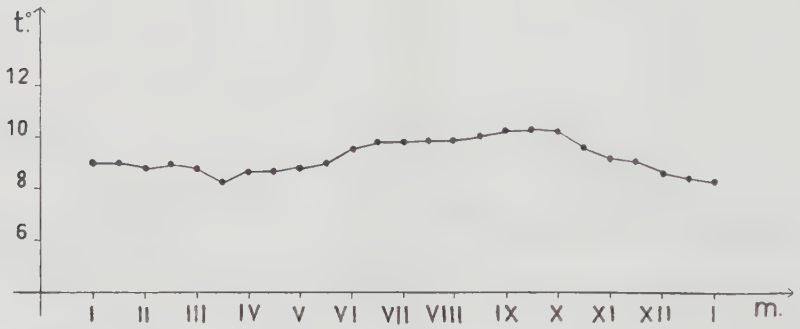


Fig. 2. — Variations de la température dans la grotte de Touasse-Peyrou, au cours de l'année 1961, à 30 m. de l'entrée et à 2,50 m. au-dessus du sol ; *m.* = mois ; *t°* = température.

— des variations d'une année à l'autre de l'ordre de 1° à 1°5 C (température maximum : 11°8 C en 1960, 10°5 C en 1961, 12° C en 1963) ;

— des écarts assez importants pendant la saison froide, selon la hauteur au-dessus du sol de la galerie et la profondeur à laquelle les mesures sont effectuées. Par exemple, le 14 Mars 1961, la température de l'air prise près des parois à 30 m de l'entrée s'élevait de 6°1 C au ras du sol, à 8°5 C à 2,50 m de hauteur ; le même jour, la température de l'air prise à 1 m au-dessus du sol passait progressivement de 6°5 C à 8° C, de 30 m à 120 m de l'entrée, et la température prise à 5 cm de profondeur dans l'axe de la galerie (celle-ci étant à sec depuis très peu de temps) s'élevait progressivement de 4°8 C à 7°7 C, de 5 m à 120 m de l'entrée.

Les gradients précédents disparaissent progressivement pendant les périodes sans écoulement d'eau, notamment au cours de l'été.

L'humidité de l'air est proche de la saturation, en général, après les vingt premiers mètres de la galerie ; l'obscurité est totale un peu avant cette limite.

La localisation des *Ischyropsalis* dans la grotte n'est pas uniforme et ne se fait pas au hasard. A partir de l'endroit où l'obscurité est

suffisamment forte et l'humidité relative proche de la saturation, la localisation des individus est directement sous la dépendance de l'emplacement des apports exogènes ; ces derniers sont eux-mêmes localisés en fonction de la forme de la galerie et des obstacles qu'elle présente ; ils s'accrochent, en effet, aux aspérités des parois, aux piliers, et s'amoncèlent dans les étroitures. La faune importée survit dans ces débris, et les *Ischyropsalis* vivent le plus souvent autour, soit sur les morceaux de bois, soit sur les parois. Les *Ischyropsalis* sont donc localisés, dans la grotte, à des hauteurs et à des profondeurs où la température est manifestement différente ; ce facteur est, de ce fait, sans influence sur leur localisation.

b) Mousses.

La température relevée en 1962 dans des mousses, entre 400 m et 600 m d'altitude, varie au cours de l'année de 0° C à 19° C environ ; l'amplitude des variations journalières est, en général, de 2 à 5° C. Les mousses ruissellent parfois d'eau, et l'obscurité est assez prononcée à leur base.

2. *Ischyropsalis pyrenaea.*

D'après les récoltes, cette espèce n'est pas sténotherme ; elle a été récoltée, en effet, dans des grottes dont les températures s'échelonnent de 7° C à 12° C. Dans celles-ci, elle n'est pas soumise à des variations journalières de température, mais, par contre, elle subit des variations annuelles de l'ordre de 1° C, ainsi que le montrent les données suivantes, relatives à deux grottes et établies en 1961 :

Nom	Altitude	T° minimum	T° maximum
Grotte de Lestelas (fig. 1) (Ariège)	930 m	8° 3 C	9° C
Grotte de l'Espugne (fig. 1) (Haute-Garonne)	540 m	8° 9 C	10° C

Ces températures ont été prises : pour la grotte de Lestelas, près de l'ouverture postérieure de la galerie artificielle, et pour la grotte de l'Espugne dans la salle terminale (Juberthie 1961*a*).

3. *Ischyropsalis strandi.*

Les grottes où vit cette espèce (fig. 3) sont à des altitudes assez élevées, sept d'entre elles étant localisées aux environs de 1500 m et deux autres aux environs de 900 m. Elles sont assez petites à l'exception de la Spluga de la Preta qui est une des grottes les plus profondes d'Italie. Leurs caractéristiques sont données dans le tableau n° 1.

Du fait de leur altitude et de leur situation près des hauts massifs des Alpes, ces grottes sont froides. La neige pénètre dans la partie antérieure de certaines de ces grottes à développement horizontal ou

s'accumule au fond des avens ; elle peut y persister plusieurs mois, ou, comme au Buso de la neve de la Gaïbana, y former un bloc de

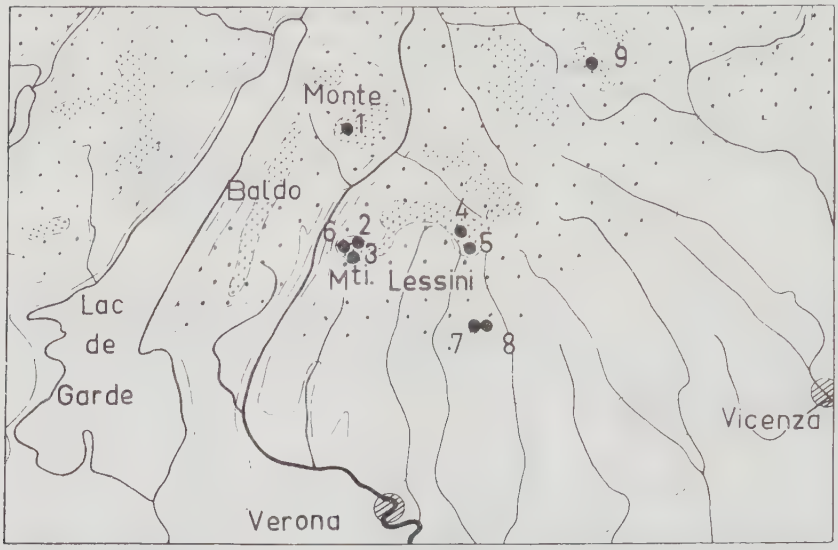


Fig. 3. — Répartition géographique d'*Ischyropsalis strandi* ; 1. Grotte dei Cervi ; 2. Cogolo del Zavatin ; 3. Bus de la Fanta ; 4. Buso de la neve de la Gaïbana ; 5. Buso dell' Arena ; 6. Spluga de la Preta ; 7. Covoli di Velo ; 8. Grotta del Monte Caobo ; 9. Buso de la nef de la Coe.

Tableau n° 1.

Nom	Altitude	Longueur	Profondeur
Buso de la neve de la Gaïbana	1691 m	22 m	10 m environ
Buso de la Nef de la Coe	1574 m	109 m	24 m
Buso dell'Arena.....	1524 m	55 m	40 m
Cogolo del Zavatin.....	1475 m	85 m	
Bus de la Fanta.....	1475 m		28 m
Spluga de la Preta.....	1445 m		879 m
Grotta dei Cervi.....	1425 m	55 m	20 m
Grotta del Monte Caobo	925 m	100 m	
Covoli di Velo.....	875 m	364 m	

glace permanent. Les températures suivantes (tableau n° 2) ont été enregistrées, soit par moi-même, soit par R. Palminteri (Bus de la Fanta), soit au cours des explorations de la Spluga de la Preta par le Groupe Spéléologique de Vérone, 1926.

Les *Ischyropsalis* vivent dans la zone obscure, le plus souvent dans la partie terminale des grottes ; ils ont été récoltés à —130 m et —300 m dans la Spluga de la Preta. Ils subissent donc, au moins en été, des températures comprises entre 4° et 7° C.

TABLEAU N° 2.

Nom de la grotte	Température	Lieu des mesures	Date
Buso de la neve de la Gaïbana	3°5 C	Au fond, à 1 m au-dessus du sol	17- VII-1962 et 5-VIII-1963
	1°5 C	Au fond, à 2 cm au-dessus du sol	5-VIII-1963
Buso dell'Arena	5°5 C	Au fond	17- VII-1962
	4° C	Au fond	5-VIII-1963
Cogolo del Zavatin	4° C	Au fond	17- VII-1962
	5° C	A mi-grotte	17- VII-1962
	6° C	A la limite de la zone éclairée	17- VII-1962
Bus de la Fanta	5° C	Au fond	11-VIII-1962
Spluga de la Preta	5°2 C	A — 125 m	21-VIII-1926
	4°5 C	A — 300 m	21- VII-1926
	6° C	A — 300 m	12-VIII-1962
	4° C	A — 520 m	21- VII-1926
Grotta del Monte Caobo	7°2 C	A mi-grotte	7-VIII-1963

4. *Ischyropsalis helwigii müllneri.*

J'ai observé à chaque visite, en Juillet 1962 et Août 1963, une vingtaine d'exemplaires d'*I. helwigii müllneri* dans son *locus classicus*, la grotte Castitljica Luknja, près de Radovljca (Slovénie). Cette grotte, qui s'ouvre à 600 m d'altitude, a une quarantaine de mètres de longueur, et elle est formée d'une petite salle précédée d'un couloir de 10 m de long. Les *Ischyropsalis* s'observent dès la fin du couloir d'entrée, sur une paroi portant des mousses éparses, puis sur toutes les parois de la salle. Le 1-VIII-1963, la température était de 7°8 C à la fin du couloir d'entrée, à 1 m du sol et à 2 cm de la paroi ; elle était de 5°6, 5°4, 5°2 C selon le point mesuré dans la partie terminale et basse de la salle, et de 6°3 C en haut du petit diverticule de droite. Les Opilions vivaient donc dans une zone de température comprise entre 7°8 C et 5°2 C.

B. — Caractéristiques écologiques d'une station d'Opilions endogés *(Siro rubens)*.

La température a été régulièrement relevée dans une station située à 2 km de Donzenac (Corrèze) dans laquelle les *Siro rubens* sont particulièrement abondants ; cette station est située au sommet d'un coteau, dans une petite dépression boisée dont le sol, argilo-schisteux, est recouvert de feuilles mortes. La température du sol a été mesurée à 5 cm de profondeur, au cours des années 1960 et 1962 ; les résultats obtenus sont donnés dans la figure 4.

On constate que les différences de température entre l'hiver et l'été ont une amplitude de 15 à 18° C à cette profondeur ; en 1960,

la température est progressivement passée de 2° C en hiver à 17° C en été, et en 1962, de 1° C à 19° C pour redescendre à 4° C au début de l'hiver suivant. A certaines périodes, assez courtes, de l'hiver 1962-1963 particulièrement rigoureux, le sol a été gelé sur quelques centimètres de profondeur ; les animaux vivaient alors au-dessous de la couche gelée, à une température supérieure à 0° C.

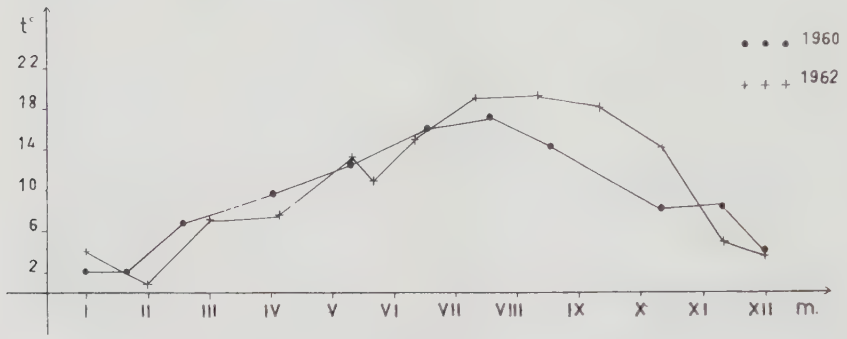


Fig. 4. — Variations annuelles de la température du sol à midi, dans une station de *Siro rubens* à Donzenac (Corrèze) ; *m.* = mois ; *t°* = température.

C. — Caractéristiques écologiques d'une station d'Opilions muscicoles *(Scotolemon lespesi).*

La station de *Scotolemon lespesi* étudiée, est située (fig. 1) sur le flanc nord des Pyrénées, près du Laboratoire souterrain, au pied de la face nord du Pic du Char, à 440 m d'altitude. Les températures

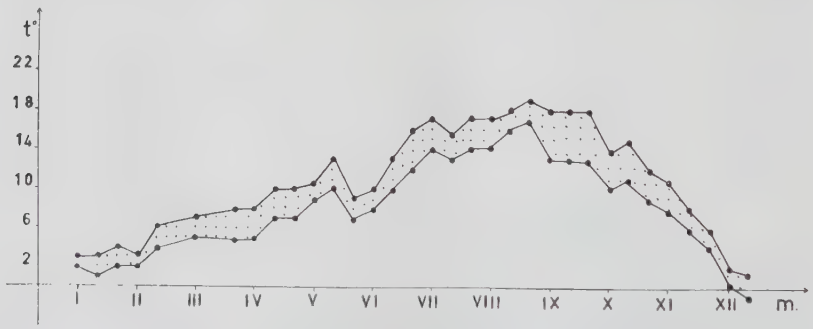


Fig. 5. — Variations des températures maximum et minimum au cours de l'année 1962, dans une station de *Scotolemon lespesi* à Moulis (Ariège) ; *m.* = mois ; *t°* = température.

sont relevées sous des pierres recouvertes d'une épaisse couche de mousses. Les résultats des mesures de l'année 1962 sont résumés dans la figure 5. L'amplitude des variations annuelles est de l'ordre de 16 à 20° C, et les températures moyennes minimum (hiver) et

maximum (été) sont 1° C et 18° C ; l'écart entre les températures journalières maximum et minimum est faible puisqu'il oscille entre 2 et 5° C. Il est cependant évident que les résultats obtenus ne peuvent donner une physionomie complète des conditions de température dans lesquelles vit cette espèce, son domaine vital étant très étendu.

D. — Caractéristiques écologiques de deux stations d'Opilions épigés *(Odiellus gallicus).*

En raison de sa vaste répartition géographique, il était impossible d'étudier l'espèce *Odiellus gallicus* dans les différents milieux où elle peut vivre. J'ai donc choisi deux stations d'accès facile dans le sud-ouest de la France, afin d'y faire des observations suivies. La première est située près du Laboratoire souterrain de Moulis, à 440 m d'altitude, dans une prairie de la vallée du Lez, au pied de la face nord du Pic du Char, la seconde est située en amont de Toulouse, à 125 m d'altitude, dans un terrain vague en bordure de la Garonne, près de la Poudrerie. Cette dernière station est de loin la plus abondante à ma connaissance.

J'ai étudié les variations de la température dans le sol et dans les herbes, car le cycle vital de cette espèce se caractérise par la présence d'œufs dans le sol pendant la saison froide et la présence de jeunes et d'adultes dans les herbes pendant la période chaude ; j'ai fait une étude aussi complète que possible de ce facteur car, ainsi que le montrerai (cf. IV[e] et V[e] partie), il a une influence considérable sur le développement embryonnaire et sur la reproduction de cette espèce.

1. Variations de la température dans le sol.

a. Station de Moulis (fig. 1). — La température a été prise tous les jours, d'Octobre 1959 à Octobre 1960, entre 12 et 14 heures, à une profondeur de 2 à 2,5 cm correspondant à celle où les œufs sont pondus. Les résultats de ces mesures sont donnés dans la figure 6.

La courbe Cl (fig. 6) représente les variations de la température du sol d'octobre à avril ; pendant cette période, les œufs sont dans le sol et le développement embryonnaire s'accomplit. Les œufs sont déposés entre 14° C et 10° C en octobre ; ils subissent un abaissement progressif de température jusqu'à 1° C fin décembre, puis une température qui oscille entre 1° C et 4° C en janvier et février, et enfin des températures qui s'élèvent progressivement jusqu'à 7° C et 9° C fin mars, au moment des éclosions. Des mesures complémentaires faites en 1961 ont confirmé ces résultats et montré que l'amplitude des variations d'une année à l'autre est faible : la première ponte est déposée dans un sol dont la température se situe entre

15° C et 13° C, tandis que les températures minimales subies par les œufs varient de — 1° C à + 1° C et que les éclosions ont lieu à des températures comprises entre 7° C à 9° C .

Les variations journalières de la température à la profondeur à laquelle les œufs sont pondus sont relativement faibles et de l'ordre de 1 à 2° C en hiver et de 1 à 3° C à l'automne et au printemps.

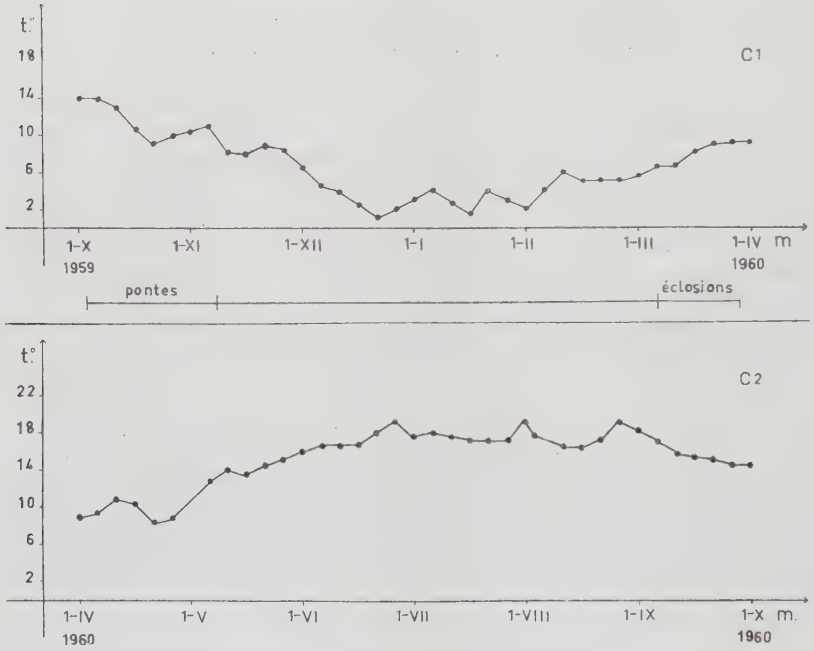


Fig. 6. — Variations de la température dans le sol, d'Octobre 1959 à Octobre 1960, dans une station d'*Odiellus gallicus* à Moulis ; *C1* = Courbe de la température d'Octobre 1959 à Avril 1960 ; *C2* = Courbe de la température d'Avril à Octobre 1960 ; *m.* = dates des relevés ; *t°* = température.

Le maximum journalier se situe en général entre 16 et 18 heures au moment où les rayons solaires atteignent cette station ; le minimum est atteint vers 6 heures du matin. Il apparaît que la température à 12 heures est très voisine de la moyenne des températures journalières ; la courbe C1 (fig. 6) peut donc être considérée comme pratiquement identique à la courbe représentative de la température journalière moyenne du sol.

La courbe C2 (fig. 6) représente les variations de la température du sol d'avril à octobre, période pendant laquelle le sol ne renferme pas d'œufs. On note que la température s'élève progressivement jusqu'à 18° C et 19° C en juin, et qu'elle se maintient à ces valeurs jusqu'à fin août, pour décroître ensuite progressivement jusqu'à 15° C ou 14° C fin septembre.

b. Station de Toulouse. — Les températures du sol sont voisines de celles qui ont été enregistrées dans la station de Moulis. On note seulement que les températures de la saison chaude sont un peu plus élevées que celles de Moulis ; elles ont, en effet, atteint 20° C et 21° C en 1960 et 1961, et 23°C en 1962. Ce fait est suivi à l'automne d'un abaissement plus lent des températures, de sorte que les premières pontes sont déposées dans un sol qui est encore à 17° C ou 16° C.

2. Variations de la température dans les herbes.

Les variations des températures maximales et minimales dans les herbes de la station de Moulis, d'avril à octobre, période correspondant au développement des jeunes et à la ponte, sont représentées dans la figure 7. On remarque que l'amplitude des variations journalières de la température subies par les animaux est assez grande

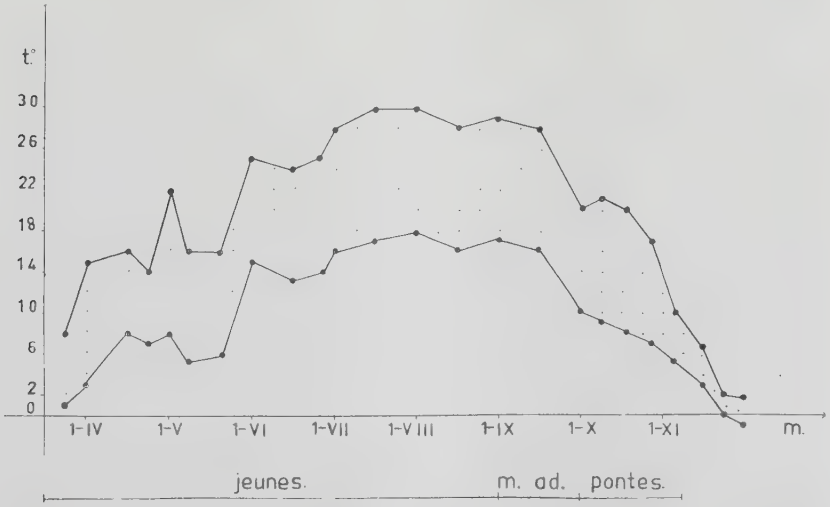


Fig. 7. — Variations des températures minimum et maximum dans les herbes d'une station d'*Odiellus gallicus* à Moulis, en 1962 ; *m.* = date des relevés ; *m.ad.* = mue après laquelle l'animal est adulte ; *t°* = température.

et de l'ordre de 10 à 12° C en été ; les températures maximales atteignent, en effet, de 28° C à 30° C, tandis que les températures minimales ne dépassent pas 16° C et 18° C. Les femelles pondent lorsque les températures maximales sont voisines de 20° C et les minimales de 10° C.

Chapitre III.

NOURRITURE DES CYPHOPHTHALMES ET DES PALPATORES.

Le régime alimentaire des Cyphophthalmes est pratiquement inconnu, et celui des *Ischyropsalis* est considéré, dans beaucoup d'ouvrages, comme étant à base de Mollusques à la suite des observations de Verhoeff (1900) chez *Ischyropsalis helwigii* (Panzer). Le régime alimentaire est, par contre, mieux connu chez les *Trogulidae* (Pabst 1953, Šilhavy 1957), chez les *Nemastomatidae* (Immel, 1954, 1955), chez les *Phalangodidae* (Jeannel 1926) et surtout chez les *Phalangiidae* (Menge 1850, Hencking 1888, Rimsky-Korsakoff 1924, Rhüm 1926, Stipperger 1928, Kaestner 1926, 1931, 1935*b*, Frank 1937, Savory 1938, Roters 1944, O'Brien 1947, Bristowe 1949, Sankey 1949*a* et *b*, Todd 1949, Pfeifer 1956, Šilhavy 1956, Cloudsley-Thompson 1958, Phillipson 1959, Whitley 1961, Parisot 1962).

Des données actuelles, il ressort que les Opilions sont principalement carnivores ; tous les auteurs ayant fait des observations précises sont d'accord sur ce point. En élevage, certaines espèces peuvent manger des proies vivantes (Vers, Myriapodes, Arachnides, Insectes), ainsi que des morceaux de proies et des proies tuées par le froid ; je rappelle que tous mes élevages ont été faits avec des morceaux de mouches ou parfois de sauterelles. Certains auteurs ont vu des Opilions appliquer leur orifice buccal sur des végétaux en décomposition, ou sur des tiges exudant de la sève, mais dans ce cas, les Opilions étanchent plutôt leur soif qu'ils ne mangent. En captivité, cependant, on a pu faire manger à des Phalangides, des fragments de fruits variés, de champignons, de feuilles, ainsi que du pain mouillé, des graines et de la graisse. La plupart des Opilions étudiés peuvent donc être considérés comme polyphages en élevage ; quelques espèces, cependant, ont un régime alimentaire plus strict, telles que les *Trogulidae* qui se nourrissent de Mollusques.

Le cannibalisme est de règle chez certaines espèces. J'ai noté chez *O. gallicus* (chez des animaux abondamment nourris) qu'il est beaucoup plus prononcé chez les très jeunes animaux que chez les dernières nymphes, et qu'il disparaît pratiquement chez les adultes ; les animaux sont en général dévorés au moment de leur exuviation. Je ne l'ai jamais constaté chez les *Trogulidae*, *Nemastomatidae*, *Ischyropsalidae*, *Phalangodidae* et *Sironidae* adultes.

Mes observations montrent que les Cyphophthalmes sont également carnivores. J'ai vu, à deux reprises, un individu adulte de *Siro rubens* saisir à l'aide de ses chélicères un Collembole Arthropléon par la face dorsale, le maintenir contre son orifice buccal tout en se déplaçant, puis le dévorer. Ces observations sont en accord avec celles de Kaestner (1935*b*), selon lesquelles les *Siro duricorius* peuvent saisir des Protoures et les dévorer. En captivité, j'ai très souvent observé des *S. rubens* et des *Parasiro coiffaiti* en train de manger de tout petits morceaux de *Calliphora* et de viande de bœuf. Les Cyphophtalmes se nourrissent donc vraisemblablement dans leur milieu naturel de micro-Arthropodes du sol (Collemboles, Protoures, notamment).

Chez les *Ischyropsalidae, I. helwigii* se nourrit de Mollusques de diverses espèces qu'il saisit dans leur coquille à l'aide de ses longues chélicères (Verhoeff, 1900). Kaestner (1935*b*) fait remarquer que ces observations ne sauraient être généralisées aux autres espèces du genre, dont le régime alimentaire est toujours inconnu. Le régime alimentaire des espèces qui vivent dans les grottes peut être précisé dans certains cas.

Les espèces qui vivent dans les pertes de ruisseaux, telles qu'*I. luteipes,* se nourrissent des Invertébrés (larves et adultes de Mollusques, de Myriapodes, d'Insectes) apportés par les eaux et qui survivent dans les grottes.

I. pyrenaea vit dans des grottes qui renferment, en particulier, des Coléoptères (*Speonomus, Aphaenops*), des Myriapodes (*Typhloblaniulus*), des Collemboles, et souvent, à leur entrée, de nombreux Trichoptères et des Diptères Brachycères. Cette espèce dévore des Phryganes ainsi que je l'ai observé en élevage, et comme le montre une observation de Dresco (1947) au Puits de las Templas. Elle mange, vraisemblablement, d'autres animaux, mais aucune observation positive n'a été faite.

Les adultes d'*I. strandi* mangent, en élevage, des morceaux de *Calliphora,* mais refusent de s'attaquer à de petits Mollusques vivants (Limaces, Escargots divers) ainsi qu'à des Myriapodes (Iules, Polydesmes). Les femelles de la grotte du Monte Coabo avaient, en Août 1963, un abdomen distendu et des œufs en cours de vitellogenèse, ce qui implique qu'elles se nourrissaient normalement ; or, cette grotte renferme des milliers de Diptères, quelques Trichoptères et quelques Isopodes terrestres, qui peuvent être à la base de leur nourriture. Tous les exemplaires récoltés à la même époque dans les grottes situées aux environs de 1500 m dans les Monti Lessini ont un abdomen ratatiné, et, de toute évidence, sont sous-alimentés ; la faune de ces grottes est alors très pauvre (quelques Coléoptères qui viennent aux appâts, quelques Polydesmes cavernicoles, quelques rares Diptères). Ces observations confirment l'existence d'un problème quant au biotope de cette espèce ; si ces grottes constituent

son unique biotope, il faut admettre l'hypothèse d'une faune plus riche à certaines saisons, et, dans le cas contraire, celle d'une activité nocturne hors de grottes pour la quête de la nourriture, au moins à des époques favorables.

RÉSUMÉ DE LA PREMIÈRE PARTIE.

La répartition géographique et la description des biotopes des Opilions épigés, muscicoles, endogés et cavernicoles faisant l'objet de ce travail ont été données.

Certaines caractéristiques écologiques des milieux dans lesquels vivent les espèces étudiées ont été recherchées ; les grottes et les mousses dans le cas des *Ischyropsalidae,* le sol dans le cas des *Sironidae,* les mousses dans celui des *Scotolemon,* le sol dans lequel sont pondus les œufs et les herbes dans lesquelles vivent les jeunes et les adultes d'*Odiellus gallicus* ont été étudiés à ce point de vue.

Des observations sur l'alimentation des Opilions ont permis de mettre en évidence que les *Sironidae* se nourrissent de micro-Arthropodes du sol, et certains *Ischyropsalidae* d'Arthropodes variés.

DEUXIÈME PARTIE.

DONNÉES SUR LES CYCLES VITAUX, LA REPRODUCTION ET LE DÉVELOPPEMENT.

Chapitre I.

CYCLES VITAUX ET DURÉE DE VIE ADULTE.

Des élevages, contrôlés le plus souvent par des observations dans la nature, ont permis à divers auteurs d'établir le cycle vital d'un certain nombre d'Opilions. C'est ainsi que les cycles vitaux ont été décrits chez les espèces suivantes : *Phalangium opilio* Linné (Gueutal, 1943), *Platybunus bucephalus* C. L. Koch (Immel, 1955), *Odiellus gallicus* (Simon) et *Homalenotus quadridentatus* (Cuvier) (Juberthie, 1957*a*) chez les *Phalangiidae*, *Trogulus nepaeformis* (Scopoli), *T. tricarinatus* Linné et *Anelasmocephalus cambridgei* (Westwood) (Pabst, 1953) chez les *Trogulidae*, et *Nemastoma quadripunctatum* (Perty) (Immel, 1954) chez les *Nemastomatidae*.

D'autre part, des observations suivies, faites dans la nature, ont permis à Stipperger 1928, Savory 1938, Todd 1949, Šilhavy 1956, Pfeifer 1956, et Phillipson 1959 de définir les cycles vitaux des *Phalangiidae* appartenant aux genres *Lacinius*, *Liobunum*, *Lophopilio*, *Megabunus*, *Mitopus*, *Odiellus*, *Oligolophus*, *Opilio*, *Phalangium*, *Nelima* et *Platybunus*, des *Nemastomatidae*, *Nemastoma quadripunctatum*, *N. kochi* (Nowicki), *Histricostoma lugubre* (Müller), *Mitostoma chrysomelas* (Hermann), et d'*Ischyropsalis dacica* Roewer (*Ischyropsalidae*).

L'ensemble des observations précédentes a permis de mettre en évidence les faits suivants : les *Phalangiidae* ont un développement rapide, accomplissent un cycle vital par an, parfois presque deux, et vivent quelques mois seulement à l'état adulte ; les *Trogulidae* et les *Nemastomatidae* accomplissent leur cycle vital en un an ou un peu moins, et leur vie adulte dure deux ans environ ; *I. dacica* accomplit un cycle vital par an. De petites différences entre les cycles vitaux ont été constatées chez certaines espèces selon la ré-

gion où elles vivent (Grande-Bretagne, Allemagne, Tyrol ou Tchécoslovaquie).

Les données ainsi établies se rapportent en totalité aux Palpatores. Il est donc nécessaire d'étendre les études précédentes aux Cyphophthalmes et aux Laniatores ; il est nécessaire, de plus, d'approfondir les données déjà acquises chez les *Phalangiidae*, et de compléter les résultats ayant trait aux *Ischyropsalis* par l'étude d'autres espèces et en particulier des espèces cavernicoles.

A. — Cycle vital et durée de vie adulte chez les Cyphophthalmes endogés.

Mes observations ont été faites chez *Siro rubens*, *Siro duricorius* et *Parasiro coiffaiti*. La durée de la vie adulte a été déterminée, d'une part à l'aide d'élevages poursuivis jusqu'à la mort des individus, d'autre part, au moyen des taux de mortalité qui permettent de calculer sa durée probable. Cette durée, établie à partir d'un nombre assez grand d'individus pris au hasard et à des âges très divers, est donnée par la formule $\frac{T \times N}{Nm}$, dans laquelle T est le temps depuis lequel les animaux sont en élevage, N le nombre d'animaux mis en élevage, et Nm le nombre d'animaux morts au temps T ; ce calcul est effectué à la mort de chaque individu, et la moyenne des résultats obtenus correspond à la durée probable de la vie adulte de l'espèce considérée.

1. Cycle vital et durée de vie adulte de *Siro rubens*.

Chez *Siro rubens*, des récoltes faites à Donzenac en toutes saisons et plusieurs années consécutives montrent que les jeunes et les adultes sont présents toute l'année. Pour les adultes ceci peut être interprété comme la conséquence d'une durée du stade adulte supérieure à un an, et pour les jeunes comme la conséquence d'une reproduction continue ou d'une durée du développement post-embryonnaire supérieure à un an. Des élevages, faits dans des conditions aussi voisines que possible des conditions naturelles, ont permis de résoudre ces problèmes.

Les femelles pondent dans le sol du printemps à l'automne. La durée du développement embryonnaire est de l'ordre de 2 ou 3 mois à 15° C ; le moment précis de la ponte n'ayant pu être observé, ces chiffres représentent un ordre de grandeur. La durée du développement post-embryonnaire est le plus souvent de 2 ans, mais elle peut atteindre 4 ans ; le premier stade dure de 4 à 7 jours (à 17° C), les 3 stades suivants de 1 à 3 ans, et le dernier stade (stade sub-adulte), jamais inférieur à un an, atteint souvent 18 mois. Les femelles pondent dans les mois qui suivent leur mue d'adulte.

La durée probable de la vie adulte de cette espèce a été déterminée à partir de 40 adultes des deux sexes récoltés à Donzenac en Septem-

bre 1957 ; 20 ont été élevés isolément et 20 élevés ensemble, les œufs ou les jeunes étant régulièrement enlevés. Les calculs basés sur les taux de mortalité, faits à la mort de chaque individu, ont toujours donné des résultats semblables ; la durée probable de la vie adulte peut-être estimée avec cette méthode à 5 ans, à 3 mois près. Parmi les animaux élevés isolément, 4 ont vécu 4 ans et 6 mois à l'état adulte, et parmi les animaux élevés en groupe, 3 ont vécu 5 ans. Les animaux qui ont vécu le plus longtemps sont très vraisemblablement ceux qui avaient été récoltés peu après leur mue d'adulte. La durée maximum de vie, de l'œuf à la mort de l'adulte, est donc de 6 à 9 ans, et le cycle vital de 2 à 4 ans.

2. Durée de vie adulte de *Siro duricorius*.

La durée probable de la vie adulte de cette espèce est de 6 ans environ ; elle a été calculée à partir de 108 animaux adultes récoltés du 1 au 5 Octobre 1961 à Planina (Slovénie) et le 28 Juillet 1962 à Plivitčka (Croatie).

3. Durée de vie adulte de *Parasiro coiffaiti*.

Dans les mêmes conditions d'élevage, le cycle vital de *P. coiffaiti* n'a pu être obtenu, mais sa durée de vie adulte a été déterminée à partir de 22 individus adultes récoltés le 28 Mai 1957 au Col du Llauro (Pyrénées-Orientales). Les calculs faits à la mort de chaque individu ont donné une durée probable de vie allant de 5 ans 1/2 à 6 ans ; de plus, 3 individus ont vécu 5 ans 1/2 dans ces élevages, ce qui corrobore les résultats précédents.

B. — Cycle vital et durée de vie adulte de Laniatores muscicoles, endogés et cavernicoles.

Il est aisé de constater, à l'aide de récoltes faites régulièrement au cours d'une année, que les adultes de *Scotolemon lespesi, S. doriae, Querilhacia querilhaci* sont présents en toutes saisons et en nombre sensiblement constant.

La durée de vie adulte de différentes espèces et la durée de leur développement embryonnaire et post-embryonnaire, obtenues en élevage, sont portées dans le tableau n° 3.

La durée de vie adulte est relativement longue chez *S. lespesi, S. doriae* puisqu'elle atteint 2 ans à 3 ans 1/2 ; elle est un peu plus courte chez *S. lucasi* et *Q. querilhaci*. Les femelles pondent 1 à 3 mois après leur dernière exuviation, et chaque année pendant plusieurs mois.

S. lespesi, S. doriae et *Q. querilhaci* accomplissent leur cycle vital, en élevage, en 6 à 10 mois ; dans la nature leur cycle est vraisemblablement annuel, compte-tenu du ralentissement des phénomènes vitaux qui se produit en hiver.

Tableau n° 3.

Espèce	Provenance	Durée dev. emb. (1)	Durée dev. post. à 17° C	Durée vie adulte à 11-17° C
S. lespesi	Aubert (Ariège) (mousses)	55 à 70 j à 11° 5	5 mois	2 ans à 2 ans $\frac{1}{2}$
S. doriae	St Jean (Hte Garonne) (sol)	30 j ± 3 à 20°	4 à 6 mois	2 ans $\frac{1}{2}$ à 3 ans $\frac{1}{2}$
S. sp.	Col du Llauro (Pyr. Or.) (sol)	30 j à 15°	—	2 ans à 3 ans $\frac{1}{2}$
S. lucasi.....	Grotte de Tourtouse (Ariège)	68 j à 11-13°	—	1 an $\frac{1}{2}$
Q. querilhaci .	Donzenac (Corrèze) (mousses)	40 j à 11-13°	4 à 5 mois	1 an $\frac{1}{2}$

(1) dev. emb. = développement embryonnaire ; dev. post. = développement post-embryonnaire.

La présence d'adultes en toutes saisons résulte donc de la longévité des adultes et de l'étalement de la période de ponte sur plusieurs mois.

C. — Cycle vital et durée de vie adulte chez les Palpatores.

1. Cycle vital et durée de vie des *Ischyropsalidae muscicoles* et cavernicoles.

J'ai particulièrement étudié les espèces du genre *Ischyropsalis*, dans lequel on trouve une série complète allant des espèces muscicoles aux espèces cavernicoles présentant des modifications morphologiques importantes. Les résultats des élevages des espèces pyrénéennes sont portés dans le tableau n° 4.

Tableau n° 4.

Espèces	Provenance	Durée dev. emb. à 11° 5 C	Durée dev. post. emb. à 11° 5 C	Durée vie adulte à 11° 5 C
I. luteipes..	Grotte de Tousasse-Peyrou et mousses	44 jours	120 à 135 jours	180 à 240 jours
I. pyrenaea	Grotte de l'Espugne et de Lestelas	58 jours	180 à 210 jours	180 à 240 jours
I. nodifera.	Olhette (mousses)	50 jours	150 à 180 jours	180 à 240 jours

La durée de vie adulte est de 6 à 8 mois chez les différentes espèces, quel que soit leur mode de vie ; les femelles pondent un à deux mois après leur dernière mue et pendant toute leur vie adulte ; ces

résultats expliquent la présence d'adultes et de jeunes à tous les stades du développement en toutes saisons, aussi bien dans les grottes que dans les mousses.

Le cycle vital d'*I. luteipes* dure, à 11°5 C, 7 mois environ, celui d'*I. nodifera* 8 à 9 mois, et celui d'*I. pyrenaea* 9 à 11 mois. Le cycle vital d'*I. pyrenaea*, cavernicole à moyenne altitude, est donc un peu plus long que celui des deux autres espèces.

Le cycle vital et la reproduction ne sont pas liés aux saisons lorsque les conditions d'élevage sont constantes au point de vue de la température, de l'humidité et de l'alimentation. Dans les mousses, la reproduction d'*I. luteipes* et d'*I. nodifera* est, par contre, influencée par la température ; elle cesse pratiquement, en effet, pendant les mois les plus froids.

Dans les grottes, on peut se demander si le cycle et la reproduction sont toujours identiques. L'intensité des variations de la température est trop faible pour les influencer, mais il n'est pas certain que la nourriture soit toujours en égale quantité. Il ne m'a pas été possible cependant d'obtenir des résultats significatifs, même dans la perte de Touasse-Peyrou où les apports exogènes cessent pratiquement en été ; j'ai, en effet, trouvé dans cette grotte des pontes en toutes saisons ; les variations de leur nombre ne sont pas significatives, les populations étant trop peu importantes, et une partie de la faune importée survivant assez longtemps autour des débris végétaux.

Le cycle vital d'un autre *Ischyropsalidae*. *Sabacon vizcayanum*, est, à Olhette (Basses-Pyrénées), lié aux saisons. Les jeunes éclosent en abondance au printemps (mars), se développent dans le courant de l'été, deviennent adultes en septembre, et pondent au début de l'hiver.

2. Cycle vital de deux *Phalangiidae* épigés.

J'ai étudié le développement d'un *Sclerosomatinae, Homalenotus quadridentatus*, espèce qui vit au pied des herbes, au ras du sol ou dans l'humus, et le cycle saisonnier d'un *Oligolophiinae, Odiellus gallicus*.

a. Cycle d'*Homalenotus quadridentatus*.

Les récoltes montrent la présence d'adultes et de jeunes en toutes saisons. Ceci résulte du fait que la durée de vie des adultes est de 6 à 10 mois, et du fait que les femelles pondent aussi longtemps que les conditions externes sont favorables. Le développement embryonnaire est rapide. La durée du développement post-embryonnaire dépend du moment de l'éclosion ; les jeunes, éclos au printemps, sont adultes à l'automne, tandis que ceux qui éclosent à la fin de l'été et en automne passent l'hiver à l'état de nymphe et terminent leur développement l'année suivante au printemps ou en été.

b. Cycle d'*Odiellus gallicus*.

Les observations que j'ai faites sur cette espèce de 1955 à 1963, sur un très grand nombre d'individus, mettent en évidence la régularité de son cycle vital. Dans les deux stations étudiées, les femelles pondent de la dernière semaine de septembre à la première quinzaine de novembre puis meurent en novembre, au plus tard début décembre. Les œufs pondus dans la terre assurent la pérennité de l'espèce ; ils éclosent de début mars à début avril, et les jeunes qui en sont issus deviennent adultes de la fin août à la fin septembre ; un nouveau cycle recommence en tous points semblable au précédent.

En conclusion, *Homalenotus*, qui appartient à la sous-famille la moins évoluée des *Phalangiidae*, présente un cycle rappelant celui des autres familles de Palpatores. *Odiellus*, par contre, présente un cycle typique de *Phalangiinae*, caractérisé notamment par une durée de vie adulte très courte, mais lié de façon particulièrement nette aux saisons.

D. — Conclusions.

La durée de vie adulte est particulièrement longue chez les Cyphophthalmes ; elle atteint, en effet, 4 à 6 ans. Elle varie de 3 ans 1/2 à 18 mois selon les espèces chez les *Phalangodidae*, de 6 à 8 mois chez les *Ischyropsalidae*, et se réduit à 2 ou 3 mois chez *Odiellus gallicus*. On constate, de ce fait, que la durée de vie adulte est de plus en plus courte quand on passe des espèces primitives aux espèces évoluées, et des espèces qui vivent dans le sol aux espèces inféodées aux strates plus aériennes de la végétation. Les espèces cavernicoles étudiées présentent des durées de vie adulte du même ordre que celles des familles auxquelles elles appartiennent.

Les cycles vitaux sont de durée différente : 2 ans ou plus chez les Cyphophthalmes, un an chez les *Phalangodidae*, un an ou un peu moins chez les *Phalangiidae*, et moins d'un an chez les *Ischyropsalidae* vivant dans les conditions thermiques relativement peu variables des grottes. Le cycle vital d'une espèce cavernicole dans une région donnée (*I. pyrenaea*) est un peu plus long que celui des espèces voisines moins inféodées aux grottes ou muscicoles.

Les cycles vitaux qui s'accomplissent en un an sont pratiquement indépendants des saisons chez les *Phalangodidae* et les *Sclerosomatinae*, par contre, ils sont strictement liés aux saisons chez certains *Phalangiidae*, en particulier chez *O. gallicus*. Cette espèce, dont le cycle se reproduit de façon rigoureusement identique chaque année, constitue un matériel de choix pour l'étude des facteurs écologiques susceptibles d'influencer le cycle vital et de contribuer éventuellement à sa régulation.

CHAPITRE II.

ÉTUDE DE LA REPRODUCTION.

A. — Modes de reproduction.

1. Différents types d'appareils génitaux mâles.

La structure des appareils génitaux est bien connue chez certaines espèces à la suite des travaux de Soerensen 1879, Blanc 1880, Loman 1881, 1903, de Graaf 1882, Hansen et Soerensen 1904, Kolosvary 1929, Müller 1935, Janczyck 1956 et Šilhavy 1956. L'appareil génital de toutes les espèces possède, selon le sexe, un pénis ou un ovipositeur, dont les caractères morphologiques sont de mieux en mieux connus du fait de leur utilisation de plus en plus régulière en systématique.

L'appareil génital mâle comprend : 1) un testicule en forme de U, provenant de la fusion des régions postérieures des ébauches de deux testicules latéraux ; 2) deux canaux efférents qui se réunissent, puis se continuent par un canal déférent plus ou moins complexe ; 3) un pénis.

De la présence générale d'un pénis on a conclu à l'accouplement, mode de reproduction effectivement observé chez les Palpatores et certains Laniatores. Ces observations ont été généralisées à l'ensemble du groupe, et dans les ouvrages généraux (Kaestner 1935*b*, Berland 1949) ainsi que dans certaines synthèses sur l'évolution des modes de reproduction (Alexander et Ewer 1957, Ghilarov 1958, 1961) les auteurs attribuent à tous les Opilions le mode de reproduction le plus évolué : l'accouplement avec sperme. L'uniformité de structure des appareils génitaux mâles n'est, toutefois, qu'apparente ; l'étude comparée de ces organes met, en effet, en évidence des différences importantes entre les Cyphophthalmes et les autres Opilions, et permet de relier les structures spécifiques des Cyphophthalmes à un mode de reproduction particulier.

a. APPAREIL GÉNITAL MÂLE DES PALPATORES ET LES LANIATORES.

Les appareils génitaux des Palpatores et des Laniatores présentent assez de ressemblances pour qu'il soit suffisant de décrire en détail celui d'une seule espèce, et d'indiquer les petites différences que montrent ceux des autres espèces.

1°) Appareil génital mâle d'*Ischyropsalis luteipes* (fig. 8).

Le testicule a la forme d'un U dont les branches sont dirigées vers l'avant et dont la partie médio-postérieure est attachée par un fin filament au tégument de la région postérieure de l'opisthosoma.

Chacune de ses branches, cylindrique, mesure environ 2 mm de longueur et 200 à 250 µ de diamètre.

Chaque branche se continue par un fin canal efférent de 1,5 mm de longueur et de 50 µ de diamètre environ, qui passe sur le tronc trachéen près de son départ du stigmate, et rejoint son symétrique dans la région médio-ventrale du corps. La paroi du canal est formée d'une fine membrane basale et d'un épithélium plat, formé de cellules de 20 µ de haut, à noyaux ovoïdes mesurant 5 µ dans leur grand axe, et renfermant une chromatine dense.

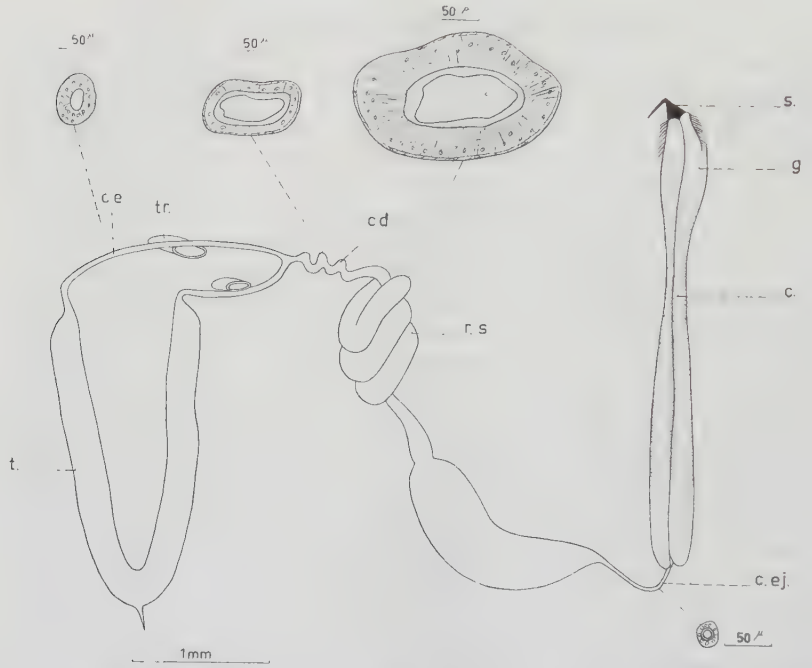


FIG. 8. — Appareil génital mâle disséqué d'*Ischyropsalis luteipes* ; *c.* = corps du pénis ; *c.d.* = canal déférent ; *c.e.* = canal efférent ; *c.e.j.* = canal éjaculateur ; *g.* = gland ; *r.s.* = réservoir séminal ; *s.* = stylet du pénis ; *t.* = testicule ; *tr.* = trachée.

Un canal déférent, impair, contourné dans sa partie proximale, fait suite aux canaux efférents. Il mesure de 50 à 100 µ de diamètre. Sa paroi est formée d'une fine couche musculaire externe de 5 µ d'épaisseur, et d'une couche cellulaire interne, de 10 µ d'épaisseur au maximum, dont les cellules plates ou cubiques renferment des noyaux petits et allongés, à chromatine très dense. La lumière du canal, très grande, est remplie de spermatozoïdes disséminés dans le liquide séminal.

Un réservoir séminal (*vesicula seminalis* de Hansen et Soerensen 1904, Samenreservoir de Müller 1935), de 150 µ de diamètre en

moyenne, enroulé plus ou moins régulièrement en hélice, fait suite au canal déférent. Sa paroi est formée d'une membrane basale, d'une fine couche musculaire externe (5 à 7 μ d'épaisseur) et d'une couche cellulaire interne très épaisse, formée de cellules de 40 à 60 μ de haut et de 5 à 10 μ de large, dont le noyau allongé (10 μ × 5 μ) est basal. Ces cellules ont une forte activité sécrétrice, et déversent leur produit de sécrétion dans la lumière, très grande, du réservoir séminal.

Le réservoir séminal est prolongé par un organe éjaculateur, volumineux, de 1,5 mm de long et de 400 μ de large environ, arrondi à sa partie postérieure, un peu effilé à l'avant. La paroi de l'organe éjaculateur est constituée, de l'intérieur vers l'extérieur, d'une couche de chitine épaisse de 20 μ en moyenne, délimitant une lumière de 10 μ de diamètre environ, d'un épithélium plat, d'une membrane basale, et d'une couche de muscles circulaires de 180 μ d'épaisseur environ qui constitue la majeure partie de l'organe. La contraction de cette couche musculaire provoque l'expulsion des spermatozoïdes.

L'organe éjaculateur est relié au pénis par un canal (*ductus ejaculatorius*) court et fin, de 25 à 30 μ de diamètre, à paroi mince, et possédant une lumière circulaire en section transversale, de 10 μ de diamètre environ, tapissée de chitine. Ce canal se continue dans le pénis et aboutit à la partie distale du stylet.

Le pénis, long de 3,5 mm, chitinisé, est formé d'un corps et d'un gland non articulé, terminé par un stylet flexueux et recourbé, à l'extrémité duquel s'ouvre l'orifice du canal éjaculateur.

Deux glandes lubrificatrices, formées de nombreux acini, débouchent sur la gaine qui entoure le pénis au repos, et déversent leur sécrétion entre la gaine et le pénis.

Deux caractères dans la structure de l'appareil génital d'*I. luteipes* impliquent un mode de fécondation avec émission de sperme libre : la présence d'un organe éjaculateur, et la finesse du canal éjaculateur. Le premier permet l'éjaculation du sperme par contraction de sa tunique musculaire, le second, en raison de l'étroitesse de sa lumière chitinisée et de son orifice, ne permet le passage que d'un petit nombre de spermatozoïdes et d'une petite quantité de plasma séminal.

2°) Appareils génitaux mâles des autres Palpatores et des Laniatores.

Le type d'appareil génital décrit chez *I. luteipes* se retrouve avec des variations minimes chez tous les *Ischyropsalis* que j'ai étudiés (*I. strandi, I. helwigii müllneri, I. pyrenaea, I. superba, I. nodifera*), et chez les espèces étudiées par Müller 1935 et Šilhavy 1956), (*I. taunica* et *I. dacica*).

L'appareil génital mâle des *Nemastomatidae* est du même type que celui des *Ischyropsalidae*, ainsi que je l'ai constaté chez *Histricostoma lugubre, Nemastoma bacilliferum* (Simon) et ainsi qu'il ressort

des descriptions de Müller (1935) chez *N. quadripunctatum*, mais il présente les petites différences suivantes : — le réservoir séminal est nettement plus volumineux ; il forme le plus souvent une spire, et sa paroi est mince, la couche cellulaire étant très plate ; — l'organe éjaculateur est petit ; — le pénis a une forme spécifique.

Parmi les *Trogulidae*, l'appareil génital de *Trogulus nepaeformis* diffère du type précédemment décrit par la structure du réservoir séminal, la forme et la taille de l'organe éjaculateur et du pénis. Le réservoir séminal est un tube de grand diamètre, à paroi très mince ; sa lumière est bourrée de spermatozoïdes tassés les uns contre les autres.

Chez les *Phalangiidae*, j'ai retrouvé chez *Odiellus gallicus*, *Homalenotus quadridentatus*, *Gyas titanicus*, les caractères des appareils génitaux décrits par de Graaf (1882) chez *Liobunum rotundum* et *Opilio parietinus*, par Blanc (1880) chez *Phalangium opilio* et *Liobunum rotundum*, et par Loman (1903) chez *Gagrella simplex*, *Opilio parietinus*, *Phalangium opilio*, *Liobunum rotundum*, *Acantholophus*.

Contrairement à ce que l'on observe chez *I. luteipes*, le canal déférent de ces espèces, très fin, est pelotonné ; le réservoir séminal n'est pas nettement différencié, et les glandes lubrificatrices sont très développées et très ramifiées.

Chez les Laniatores étudiés, l'appareil génital mâle est du même type que ceux qui ont été précédemment décrits. Chez les *Phalangodidae* (*Scotolemon lespesi*, *S. doriae*, *S. lucasi* et *Q. querilhaci*), le canal déférent est long ; il s'élargit légèrement et se pelotonne pour former un petit réservoir séminal qui aboutit à un organe éjaculateur volumineux, plus ou moins courbé ; le gland du pénis est compliqué et nettement différent de celui des Palpatores, l'orifice du canal éjaculateur est cependant très étroit. Chez les *Gonyleptidae* d'Amérique du Sud, que j'ai étudiés, *Pachyloïdes thorelli* Holmberg, ou qui ont été disséqués par Piza (1938), et Soerensen (1879), *Anoplogynus nasutus* Piza et *Gonyleptes uncinatus* Soerensen, l'appareil génital comporte un réservoir séminal bien développé ; ce dernier est, en revanche, à peine différencié chez *Liogonyleptoïdes calcaratus* Piza, dont le canal déférent présente une portion pelotonnée. Chez les *Cosmetidae*, j'ai noté la présence, chez *Cynorta-v-album*, d'un réservoir séminal plusieurs fois replié et d'un organe éjaculateur court et fusiforme.

Chez les *Assamiidae*, le réservoir séminal est représenté, chez *Mermerus beccarii* Thorell, par un tube un peu plus gros que le canal déférent et pelotonné, l'organe d'éjaculation étant bien développé (Loman, 1903).

Chez les *Triaenonychidae*, le réservoir séminal de *Larifuga weberi* Loman est particulièrement volumineux et replié en U, l'organe d'éjaculation est petit (Loman, 1903).

En conclusion, chez tous les Palpatores, l'appareil génital est caractérisé par un organe éjaculateur, un canal éjaculateur très

mince et un stylet au pénis. Cette constitution implique l'éjaculation de sperme libre ; cette conclusion est applicable aux Laniatores, une réserve devant être faite pour les *Oncopodidae* qui n'ont pas été étudiés.

b. Appareil génital mâle des Cyphophthalmes.

Chez *Siro rubens* (fig. 9) le testicule est un cylindre replié en U, de 100 à 150 μ de diamètre. De ses deux branches partent deux canaux efférents qui passent sur la partie proximale des troncs trachéens primaires. Ces deux canaux se réunissent pour former un

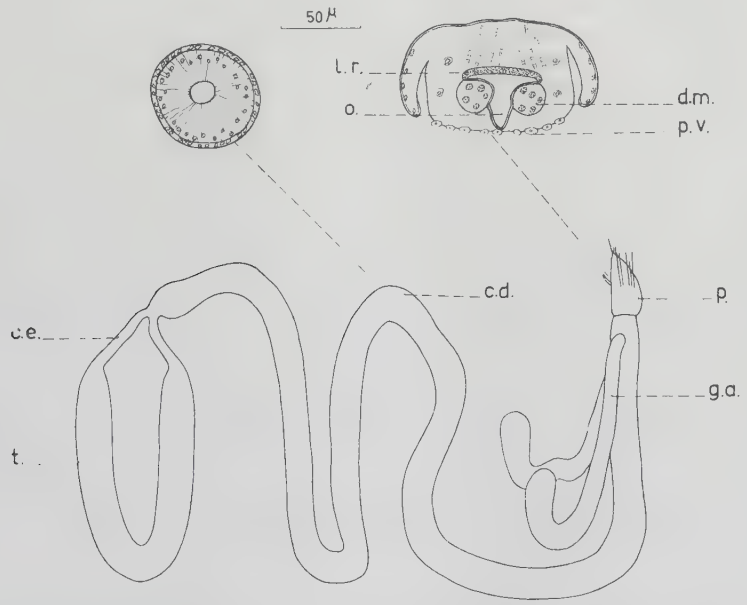


Fig. 9. — Appareil génital mâle disséqué de *Siro rubens* ; *c.d.* = canal déférent ; *c.e.* = canal efférent ; *d.m.* = doigt mobile ; *g.a.* = glande annexe ; *l.r.* = lame réniforme ; *o.* = orifice du canal éjaculateur ; *p.* = pénis ; *p.v.* = poils ventraux ; *t.* = testicule.

gros canal déférent dont le diamètre, identique sur toute sa longueur, est voisin de 50 à 60 μ. Le canal déférent ne présente aucune différenciation particulière, et l'organe éjaculateur fait défaut ; sa paroi est formée d'une couche musculaire externe peu épaisse (5 μ d'épaisseur environ) et d'une couche cellulaire interne qui peut atteindre 15 à 20 μ d'épaisseur, délimitant une lumière circulaire qui n'excède pas 10 à 20 μ de diamètre lorsque le canal est vide. Deux glandes annexes tubuleuses abordent le canal déférent latéralement, un peu avant sa jonction avec le pénis, et déversent leur contenu dans sa lumière ; chacune est un tube en cul-de-sac, de 0,5 à 0,7 mm de long et de 40 à 50 μ de diamètre, s'élargissant en

ampoule dans sa partie terminale ; la paroi de ces glandes est composée d'une fine couche musculaire externe faite de fibres non contiguës, et d'une couche cellulaire interne épaisse de 10 à 20 µ. Le canal déférent se continue à l'intérieur du pénis par un canal éjaculateur à paroi très mince, à lumière large de 25 à 30 µ et en forme de T au repos. Le pénis est très court, large, aplati dorso-ventralement, peu chitinisé ; il est formé d'une partie basale, et d'une partie apicale portant des lobes, des poils et deux prolongements digitiformes submédians situés de part et d'autre de l'orifice éjaculateur, très large. Deux glandes lubrificatrices, globuleuses, de 50 µ de diamètre, débouchent latéralement sur la gaine du pénis, près de l'apex du pénis au repos.

Les appareils génitaux de *Parasiro coiffaiti* (observations personnelles), de *Siro duricorius* (Hansen et Soerensen 1904, Janczyck 1956), de *Rakaia dorothea* (Forster, communication personnelle non publiée) sont du même type.

L'appareil génital des Cyphophthalmes diffère, donc, de celui des Opilions Palpatores et Laniatores ; il ne possède pas, en effet, d'organe éjaculateur, mais présente, en revanche, un canal déférent de fort diamètre sur toute sa longueur, un canal éjaculateur très large, et deux glandes annexes qui débouchent dans le canal déférent. Cette structure particulière semble impliquer que l'émission du sperme se fait soit librement mais avec des modalités différentes de celles des autres Opilions, soit sous forme de spermatophores. Il est donc nécessaire de faire une étude comparative de la spermatogenèse et de l'évolution des produits sexuels dans les voies génitales, et de définir le rôle des glandes annexes des Cyphophthalmes, pour appuyer l'une ou l'autre de ces hypothèses.

2. Spermatogenèse et évolution des produits sexuels dans les voies génitales mâles.

a. Spermatogenèse des Palpatores et les Laniatores.

La spermatogenèse a été minutieusement étudiée chez un *Nemastomatidae* et chez quelques *Phalangiidae*, par Sokolow (1929, 1930), puis chez un *Triaenonychidae* et un Palpatores par Warren (1933), tandis que les nombres chromosomiques retenaient plus spécialement l'attention de Suzuki (1941), Tomohiro (1950), Parthasarathy et Goodnight (1958) chez les *Phalangiidae*, et la mienne (1956*a*) chez les *Sironidae*, les *Trogulidae*, les *Ischyropsalidae* et les *Phalangiidae*.

Chez les Palpatores *Trogulidae, Nemastomatidae, Ischyropsalidae, Phalangiidae* et chez les Laniatores *Phalangodidae* la spermatogenèse est cystique. L'évolution des cystes n'est pas synchrone ; de ce fait, au moins chez les *Ischyropsalidae* adultes, chez lesquels la spermatogenèse n'est pas saisonnière, la spermatogenèse est à peu près continue. Les cellules d'un même cyste évoluent, par contre, de façon synchrone ; les phases préméiotiques, puis les métaphases

auxocytaires et la spermiogenèse sont de type classique ; au terme de leurs transformations toutes les cellules d'un même cyste ont évolué en spermatozoïdes du même type, groupés dans le cyste. La paroi du cyste se crève, les spermatozoïdes se déversent dans la lumière irrégulière du testicule, puis gagnent les canaux efférents. Les spermatozoïdes sont libres et indépendants les uns des autres au sein du plasma séminal.

Les produits génitaux s'écoulent ensuite dans le canal déférent et s'accumulent dans le réservoir séminal ; ils peuvent y être tassés les uns contre les autres dans une très petite quantité de plasma séminal, chez *Nemastoma bidentatum* et *Trogulus nepaeformis* par exemple, ou s'y accumuler au sein d'une très grande quantité de plasma, comme chez les *Ischyropsalis*, selon que la paroi du réservoir est mince et peu sécrétrice ou très épaisse et douée d'une activité sécrétrice intense.

Les spermatozoïdes sont soit globuleux et dépourvus de flagelles, soit flagellés. Ils sont globuleux chez tous les *Phalangiidae*, les *Trogulidae*, les *Nemastomatidae* étudiés, chez *Sabacon paradoxum* (*Ischyropsalidae*), chez *Scotolemon lespesi* et *S. doriae ;* ils sont flagellés, très longs et très fins, chez tous les *Ischyropsalis* que j'ai observés, et d'après Warren (1933), en fuseau très allongé chez *Rhampsinitus fissidens* Lawr. et *Adaeulum warreni* Lawr.

Chez les Palpatores et les Laniatores les spermatozoïdes sont donc libres au sein du plasma séminal, et éjaculés sous cette forme.

b. Spermatogenèse chez les Cyphophthalmes.

Chez *Siro rubens* le testicule de l'adulte est formé d'un épithélium germinatif et de cystes à différents stades d'évolution. Les cystes sont limités par une paroi mince renfermant quelques cellules à cytoplasme assez abondant ; ils sont sphériques ou ovoïdes, mesurent 20 à 30 μ de diamètre, et renferment un nombre de cellules peu élevé (une centaine environ).

Au début de l'évolution d'un cyste, les cellules qu'il renferme sont toutes semblables ; elles sont serrées les unes contre les autres, et possèdent un noyau ovoïde et un cytoplasme très peu abondant (fig. 10 *a*) ; elles grossissent et s'arrondissent ensuite tandis que le cyste augmente de volume ; elles ont alors de 7 à 9 μ de diamètre et leur noyau mesure de 4 à 6 μ.

Un certain nombre de ces cellules se divise selon la méthode classique de la méiose (fig. 10 *b*), les métaphases auxocytaires étant bien visibles. Ces divisions donnent naissance à des spermatides (fig. 10 *c*), petites, dont le noyau présente une chromatine répartie à sa périphérie. La condensation de la chromatine à l'un des pôles du noyau (fig. 10 *d*) et l'élimination du cytoplasme aboutissent à la formation de spermatozoïdes discoïdes de 4 μ de diamètre. Chaque cyste renferme à ce stade un petit nombre de spermatozoïdes épars entre de grosses cellules arrondies à cytoplasme abondant, qui n'ont pas évolué (fig. 10 *d* et Pl. I, 1).

Ces grosses cellules évoluent alors en entrant dans une phase de sécrétion qui s'accompagne du rejet d'une grande partie de leur cytoplasme (fig. 10 *e*) ; leur noyau se contracte, se plisse, et perd progressivement son affinité pour les colorants nucléaires.

Fig. 10. — Spermatogenèse chez *Siro rubens* ; *cy.* = cyste ; *c.p.* = cellule protectrice ; *c.s.* = cellule sécrétrice ; *g.c.* = grosse cellule ; *m.* = masse centrale ; *s.* = spermatide ; *sp.* = spermatozoïde.

Au terme de ces transformations (fig. 10 *f*, 11, et Pl. I, 2), chaque cyste s'est organisé en une « boule spermatique » de 20 à 35 µ de diamètre. Celle-ci est formée : — d'une masse volumineuse, subsphérique, semi-homogène, qui représente la substance sécrétée par les grosses cellules ; — d'une couche de granules colorés en bleu noir par le bleu alcian, située dans la zone périphérique de la substance précédente ; — de trente à cinquante spermatozoïdes, localisés au niveau des granules ; — d'une couche externe de trente à soixante cellules protectrices, contigües, ovoïdes et aplaties, qui correspondent aux grosses cellules qui ont dégénéré après avoir sécrété la substance dans laquelle baignent les spermatozoïdes ; ces

cellules sont uniformément colorées en jaune par le picro-indigo-carmin, mais l'utilisation de la méthode au bleu alcian-hémalun-phloxine permet de distinguer le noyau coloré en rose, et un petit reste de cytoplasme coloré en bleu pâle.

Ces boules spermatiques tombent dans la lumière irrégulière du testicule, passent dans les canaux efférents, puis dans le canal déférent dont elles occupent la lumière à une, deux ou trois ; elles y présentent la même structure que dans le testicule et y baignent dans une petite quantité de plasma séminal.

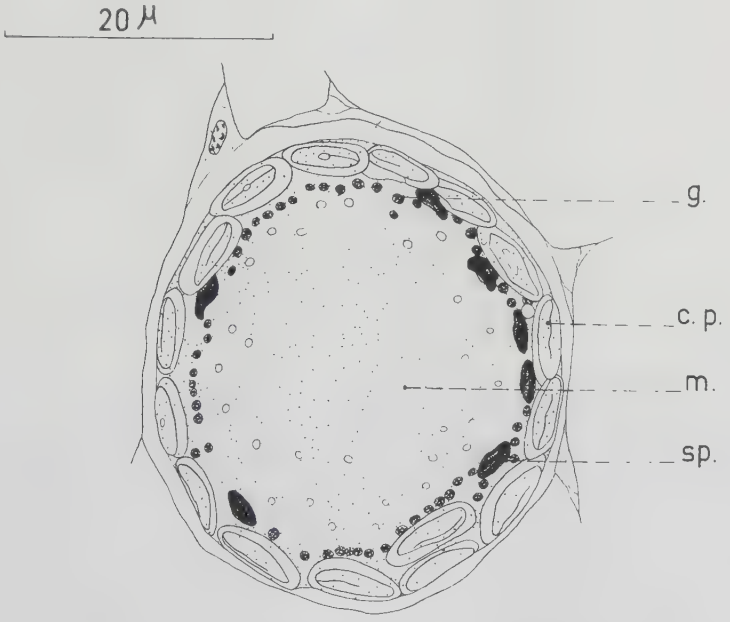


Fig. 11. — Boule spermatique de *Siro rubens* ; *c.p.* = cellule protectrice ; *g.* = granule ; *m.* = masse centrale ; *sp.* = spermatozoïde.

L'enveloppe cellulaire des boules spermatiques n'est pas l'homologue de l'enveloppe d'un spermatophore, car chez les autres Arthropodes celle-ci est sécrétée par des glandes annexées à l'appareil génital ou par une zone des conduits génitaux formée de cellules sécrétrices particulières. Elle peut, cependant, en jouer le rôle, à moins qu'une autre enveloppe ne soit sécrétée par les glandes annexes. La paroi de ces glandes présente, en effet, une forte activité sécrétrice. Ses cellules sont hautes, à noyau basal, arrondi ou ovoïde, renfermant une chromatine clairsemée, et leur cytoplasme contient de très nombreux grains de sécrétion ; la substance sécrétée s'accumule dans la lumière de la partie tubulaire et de l'ampoule terminale. Ce produit de sécrétion est à peu près homogène, et se

colore en bleu par le bleu alcian après oxydation permanganique. Il est vraisemblablement émis dans le canal déférent lors de l'émission des boules spermatiques. Il peut donc servir soit à enrober dans une substance molle les boules spermatiques, soit, et c'est son rôle le plus vraisemblable, à édifier une enveloppe de spermatophore autour des boules spermatiques. Une enveloppe de ce type serait vraisemblablement durcie par tannage lors de sa formation ; j'ai donc entrepris la recherche d'un système tannant, à l'aide de techniques histochimiques. Il est à noter que l'orifice éjaculateur est relativement large, ce qui permet le passage des boules spermatiques.

En conclusion de cette étude anatomique et histologique, il apparaît que les Cyphophthalmes n'émettent pas de sperme libre comme les Laniatores et les Palpatores, mais des boules spermatiques enrobées ou enveloppées dans une substance sécrétée par les glandes annexes. La structure et le fonctionnement de l'appareil génital mâle des Cyphophthalmes semblent impliquer un mode de reproduction par spermatophore, mais de type évolué du fait de la présence d'un pénis.

3. Phénomènes externes de la reproduction.

a. Accouplement avec sperme libre : Palpatores et Laniatores.

L'accouplement chez les Opilions a été observé dès 1802 par Latreille ; il a été décrit ensuite de nombreuses fois chez les *Phalangiidae* par différents auteurs : Menge 1850 (chez *Phalangium opilio, Opilio parietinus, Opilio grossipes*), de Graaf 1882 (chez *Phalangium opilio*), Kolosvary 1931 (chez *Zacheus variegatus*), Cloudsley-Thompson 1948, 1958 (chez *Mitopus morio*), Bishop 1949 chez *Liobunum calcar*), Immel 1955 et Parisot 1962 (chez *Platybunus bucephalus*) Šilhavy 1956 (chez *Oligolophus tridens*) ; les modalités de l'accouplement sont également connues chez les *Nemastomatidae* par les travaux de Immel 1955 (chez *Nemastoma quadripunctatum*), chez les *Trogulidae* grâce à ceux de Pabst 1953 (chez *Trogulus*), et chez les *Triaenonychidae* à la suite des observations de Forster 1954 (chez *Nuncia* et *Algidia*).

Chez *Odiellus gallicus* l'accouplement se fait sans préliminaires. Les partenaires se font face, s'affrontent, le mâle maintenant les chélicères de la femelle à l'aide de l'apophyse que porte le doigt mobile de ses chélicères. Il introduit l'extrémité de son pénis dans l'orifice génital de sa partenaire, le pénis étant presque parallèle à l'axe du corps. Le coït dure de 30 secondes à 1 minute, et il est renouvelé plusieurs fois avant la ponte. La fréquence des copulations a été souvent notée, spécialement chez les *Phalangiidae* ; Cloudsley-Thompson (1958) pense que cette nécessité serait due à ce que peu d'œufs sont mûrs en même temps, et que les pontes sont espacées. En fait, ce n'est qu'une hypothèse, et cet aspect du problème est entièrement à étudier.

Chez *Ischyropsalis strandi* j'ai observé l'accouplement entre une femelle pleine d'œufs et un mâle provenant du Buso dell'Arena, maintenus ensemble à 6° C depuis deux mois et demi. Les deux partenaires s'affrontent, leurs corps étant perpendiculaires (fig. 12) ;

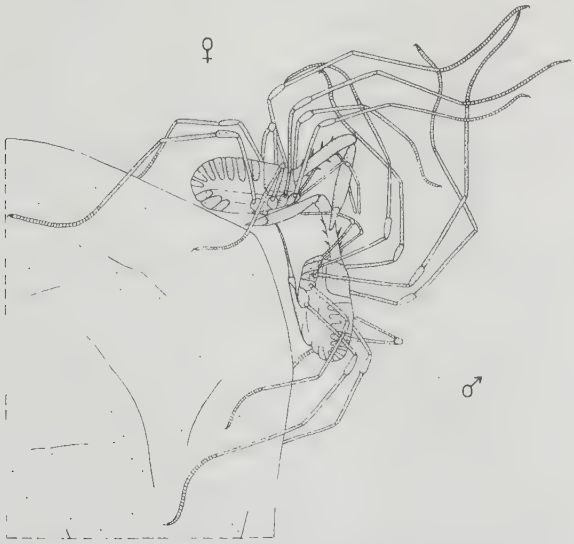


Fig. 12. — Accouplement chez *Ischyropsalis strandi*.

l'article distal des chélicères du mâle est appuyé sur la face ventrale de la femelle, tandis que l'article basal est saisi, face dorsale, par les chélicères de la femelle. La femelle tient ses deux paires de pattes antérieures relevées pendant le coït. L'accouplement cesse au bout d'une minute et demi.

Ainsi, chez les Opilions qui présentent un accouplement avec sperme libre, les partenaires sont face à face chez les *Phalangiïdae*, les *Nemastomatidae* et les *Triaenonychidae* ; ils se placent perpendiculairement l'un à l'autre chez un *Ischyropsalidae*, et, face ventrale contre face ventrale chez les *Trogulidae*. Chez certaines espèces, des apophyses localisées sur les chélicères ou les pédipalpes du mâle contribuent à maintenir la femelle pendant le coït. L'accouplement est pratiquement sans préliminaires et il est rapide.

b. Phénomènes externes de la reproduction chez les Cyphophthalmes.

Le problème des modalités externes de la reproduction chez les Cyphophthalmes n'est pas résolu. L'étude de l'appareil génital mâle conduit à deux hypothèses : — 1) le mâle transmet lors du coït des « boules spermatiques » enrobées dans le liquide sécrété par les glandes annexes : — 2) le mâle transmet, avec ou sans coït, un véritable spermatophore contenant des « boules spermatiques ».

Il est à noter que je n'ai jamais trouvé dans les boîtes des mâles élevés isolément, en groupe ou avec des femelles, de spermatophores déposés au hasard sur le substrat, ce qui exclut ce mode primitif de reproduction ; ceci confirme donc que leur mode de reproduction, s'il se fait par spermatophore, est d'un type évolué.

Le mâle des Cyphophthalmes présente, de plus, dans le tarse des pattes de la quatrième paire, une glande spéciale volumineuse, qui communique avec l'extérieur par un canal porté par une apophyse dorsale (fig. 31*b*). Cette glande, propre au groupe, pourrait jouer un rôle lors de la reproduction ; ces pattes n'ont, par ailleurs, aucune différenciation morphologique qui puisse laisser présager leur rôle dans le transport éventuel des spermatophores.

4. Réceptacles séminaux et survie des spermatozoïdes chez la femelle.

L'appareil génital femelle est bien connu chez les Opilions, et il a été décrit par les auteurs cités au début de ce chapitre. J'apporte simplement quelques précisions sur les réceptacles séminaux et la survie des spermatozoïdes.

Réceptacles séminaux des Palpatores. — Ils sont bien connus à la suite des travaux d'anatomie cités précédemment et de nombreux travaux de systématique dans lesquels ils sont décrits. Chez les Palpatores *Phalangiidae,* ils sont au nombre de deux ; situés de chaque côté, dans les articles distaux de l'ovipositeur, ils débouchent dans l'oviducte près de son extrémité. Des glandes cémentaires, localisées dans les lobes, déversent leur sécrétion dans les réceptacles séminaux ; d'après de Graaf (1882), ces glandes sécrètent la substance collante qui entoure les œufs à la ponte.

Réceptacles séminaux des Cyphophthalmes. — Chez les *Sironidae,* si le pénis est très particulier, l'ovipositeur rappelle, par certains caractères, celui des *Phalangiidae.* Il est, en effet, formé d'articles chitinisés, pilifères, et terminé par deux lobes ; chaque lobe porte, à l'exception des espèces du genre *Parasiro* (Juberthie, 1956*b,* 1958), un processus sensitif multibranche, en position latérale et subapicale, qui est homologue de la papille sensitive des *Phalangiidae.* Les réceptacles séminaux sont situés dans la moitié basale des lobes et débouchent chez *Siro rubens* à peu près à mi-hauteur de ceux-ci, face interne. Ils sont en forme de doigts de gant coudés ou en S, et leur orifice fait saillie lorsque les lobes sont très écartés ; leur paroi est formée d'une mince couche de chitine de 1 à 4 µ d'épaisseur, doublée d'un épithélium extrêmement plat.

Survie des spermatozoïdes. — J'ai mis en évidence chez *Siro rubens* une durée de survie des spermatozoïdes dans les réceptacles séminaux de l'ordre d'un an. Des femelles fécondées et isolées peu avant une première ponte ont déposé, en effet, un an après environ, des œufs qui sont éclos. Le développement parthénogénétique de ces

œufs semble exclu, et l'on doit admettre qu'ils ont été fécondés par des spermatozoïdes stockés dans les réceptacles séminaux. L'étude histologique de femelles isolées depuis plusieurs mois a confirmé la présence de spermatozoïdes dans leurs réceptacles séminaux. Chez *Querilhacia querilhaci* une femelle adulte et fécondée, isolée le 15 Septembre 1959, a pondu deux œufs féconds, l'un le 17 Février 1960, et l'autre le 14 Mars 1960, ce qui implique une durée de survie des spermatozoïdes d'au moins 6 mois. Une femelle adulte et fécondée de *Scotolemon lespesi*, isolée le 25 Mars 1963, pond régulièrement depuis cette date ; à ce jour, les œufs pondus jusqu'au 20 Décembre 1963 sont éclos ; la durée de survie des spermatozoïdes est donc au moins égale à 9 mois chez cette espèce. Ce phénomène est ainsi pour la première fois mis en évidence chez les Opilions ; on sait que des durées de survie d'un an chez *Chaetophiloscia elongata* (Vandel, 1941*a*) de 14 à 17 mois chez *Armadillidium vulgare* (Vandel, 1941*b*) et de plusieurs années chez les Insectes (Mann, 1956) ont été démontrées.

B. — Modalités de la ponte, description des pontes et des œufs.

1. Modalités de la ponte.

La ponte des Opilions a été plusieurs fois observée (de Graaf 1882, Hencking 1888, Parisot 1962 notamment), et elle a été décrite avec précision chez les *Phalangiidae*.

Chez *Odiellus gallicus* la femelle cherche un lieu de ponte en tâtant le sol, évagine son ovipositeur, l'introduit dans une fissure et commence à pondre. Les œufs, très allongés au cours de leur trajet dans l'ovipositeur, s'arrondissent à la sortie de celui-ci ; ils sont déposés au fond de la fissure et entourés d'une substance collante, blanche, qui durcit ensuite. Les modalités de la ponte semblent identiques chez tous les *Phalangiidae*.

Chez *Ischyropsalis luteipes*, j'ai observé la ponte d'une femelle maintenue à 11°5 C dans la grotte de Moulis (fig. 13). La femelle s'immobilise sur la paroi du cristallisoir, le corps vertical, les chélicères au repos, rabattues sur sa face ventrale. Elle évagine son ovipositeur, qui est très court, en direction de la paroi et vers le haut. Le premier œuf s'engage dans l'ovipositeur qui se dilate considérablement à son passage, puis il est déposé sur la paroi et entouré d'une abondante substance muqueuse blanchâtre qui gonflera par absorption d'eau. La femelle émet ensuite un œuf toutes les minutes ou toutes les minutes et demi, jusqu'à concurrence de 10. La position adoptée par la femelle est en relation avec le dépôt de pontes sur des parois verticales ou en surplomb.

Chez les *Trogulidae*, Pabst (1953) a montré que la femelle saisit avec ses chélicères une coquille de Mollusque vide, et y dépose un

petit nombre d'œufs (1 à 8) en une durée variant, avec l'importance de la ponte, d'une demi-heure à deux heures.

2. Lieu de ponte et description des pontes.

L'endroit que la femelle choisit pour y déposer sa ponte varie selon les groupes, et selon les modes de vie.

Différents auteurs (Forster 1954, Gueutal 1944*a*, Hencking 1888, Pabst 1953, Pfeifer 1956) ont apporté des précisions sur les lieux de ponte de certains *Phalangiidae*, *Nemastomatidae*, *Trogulidae*, *Soerensenellinae* et *Triaenonychinae*.

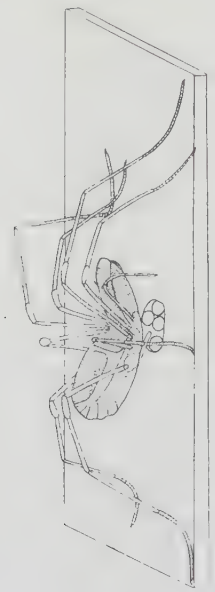


Fig. 13. — Modalités de la ponte chez *Ischyropsalis luteipes*.

Mes observations ont été faites sur des animaux en élevage, et les résultats obtenus ont été, sauf impossibilité, contrôlés par des observations dans la nature.

Les femelles déposent toujours leurs pontes dans des endroits humides. Certaines espèces collent leurs œufs sur un support, tandis que d'autres les déposent dans un substrat. Chez les premières l'ovipositeur est en général court, chez les secondes il est long. Les œufs sont isolés ou groupés, et, dans ce cas, ils sont soit contigus, soit réunis par une masse muqueuse.

a. Descriptions des pontes déposées sur un substrat.

Chez les *Ischyropsalidae* la ponte est déposée le plus souvent en goutte pendante, sur un substrat très humide, parfois ruisselant

d'eau, auquel elle adhère grâce au mucus. Le substrat est constitué par des brins de mousses (fig. 14 *a*), par la face inférieure de vieux troncs, de vieilles branches tombées à terre, et parfois de pierres non enfoncées, pour les espèces qui vivent hors des grottes (*I. luteipes, I. superba, I. nodifera, S. vizcayanum* et *S. paradoxum*) ; pour celles que l'on rencontre dans les grottes (*I. pyrenaea* et *I. luteipes*), les pontes sont déposées sur les parois (fig. 14 *b*) ou à la face

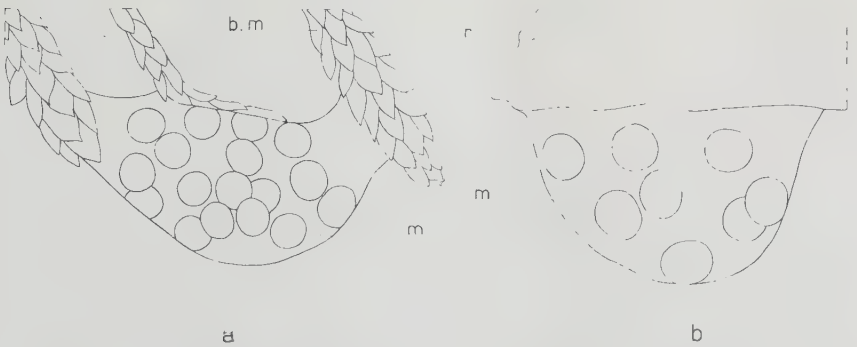


Fig. 14. — Pontes d'*Ischyropsalis*. — *a. I. luteipes*. — *b. I. pyrenaea* ; *b.m.* = brin de mousse ; *m.* = mucus ; *r.* = rocher. Même échelle.

inférieure de morceaux de bois. Chez les espèces étudiées la ponte est formée d'un petit nombre d'œufs, englobés dans une masse de mucus peu importante et blanchâtre au moment de la ponte et qui devient ensuite très volumineuse et translucide par absorption d'eau.

Chez les *Phalangodidae*, les œufs des espèces muscicoles et endogées sont déposés isolément sur des brins de mousses, sur l'argile et sur les pierres des boîtes d'élevage (fig. 15 *b*) ; les œufs pondus à même le sol sont parfois en partie recouverts de débris de terre ; le mucus qui les entoure à la ponte les colle au susbtrat puis se dessèche ; il est à noter que ces espèces pondent à des endroits moins humides que les *Ischyropsalidae*. Chez *S. lucasi* de la grotte de Tourtouse, les œufs sont déposés isolément sur l'argile et sur les pierres concrétionnées ou non.

Chez les *Travuniidae* muscicoles (*P. clavigera*), les œufs sont également déposés indépendamment les uns des autres sur des brins de mousses et sur le sol.

b. Description des pontes déposées dans un substrat.

Chez les *Sironidae*, les femelles de *S. rubens* en élevage déposent isolément leurs œufs dans de minuscules cavités de la terre qu'elles obturent ensuite avec des débris (fig. 16 *b*) ; dans la nature, j'ai trouvé des œufs sous une plaque de schiste enfoncée à quelques centimètres de profondeur dans le sol. L'œuf est entouré d'une mince couche de mucus translucide.

Chez les *Nemastomatidae*, les femelles de *Nemastoma bacilliferum* et de *Mitostoma pyrenaeum* déposent un petit nombre d'œufs, entourés de mucus translucide, dans des anfractuosités de la terre, à 1/2 ou 1 cm de profondeur (fig. 15 *a*).

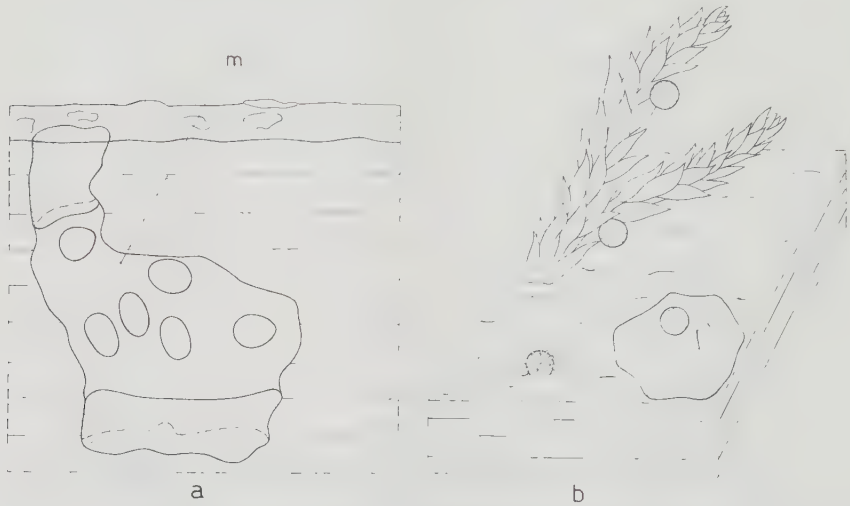


Fig. 15. — *a*. Ponte de *Mitostoma pyrenaeum*.
— *b*. Ponte de *Scotolemon lespesi* ; *m*. = mucus.

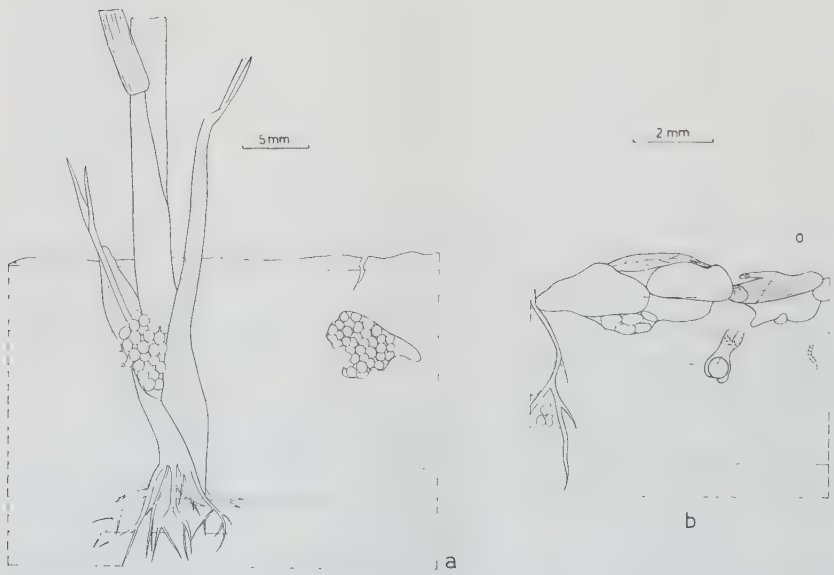


Fig. 16. — *a*. Pontes d'*Odiellus gallicus*.
— *b*. Ponte de *Siro rubens* ; *o*. = œuf.

Chez les *Phalangiidae,* les femelles pondent dans le sol, sous des pierres enfoncées, sous l'écorce de troncs d'arbres morts, plus rarement sous des feuilles mortes. Chez *O. gallicus* les œufs sont déposés de 0,5 à 2 cm de profondeur dans une anfractuosité du sol, ou au contact de la terre et d'une racine ou d'une tige enfoncée (fig. 16 a). Les œufs, nombreux, sont contigus ; une substance collante, peu abondante, est émise au moment de la ponte, mais se dessèche sans les coller les uns aux autres.

Chez les *Trogulidae,* les œufs sont entourés d'une masse muqueuse jaune-brunâtre chez *T. nepaeformis, T. tricarinatus,* rouge-violacée chez *A. cambridgei* (Pabst, 1953).

3. Description des œufs.

La forme des œufs des Opilions n'est pas très variée. Ils sont sphériques ou sub-sphériques chez *Siro rubens, Q. querilhaci, P. clavigera, S. lespesi, S. doriae, S. lucasi, O. gallicus, Phalangium opilio, Opilio parietinus, Platybunus bucephalus, Homalenotus quadridentatus* notamment. Ils sont ovoïdes chez les *Ischyropsalis* et chez *Sabacon vizcayanum,* un peu plus allongés chez *Mitostoma pyrenaeum, Liobunum rotundum, Dicranolasma scabrum,* allongés et courbés chez les *Trogulus* et chez *Anelasmocephalus.* Leur teinte est le plus souvent blanchâtre, parfois blanc-gris (*Mitostoma pyrenaeum*) ou jaunâtre (*Phalangium opilio, Platybunus bucephalus, Opilio parietinus*).

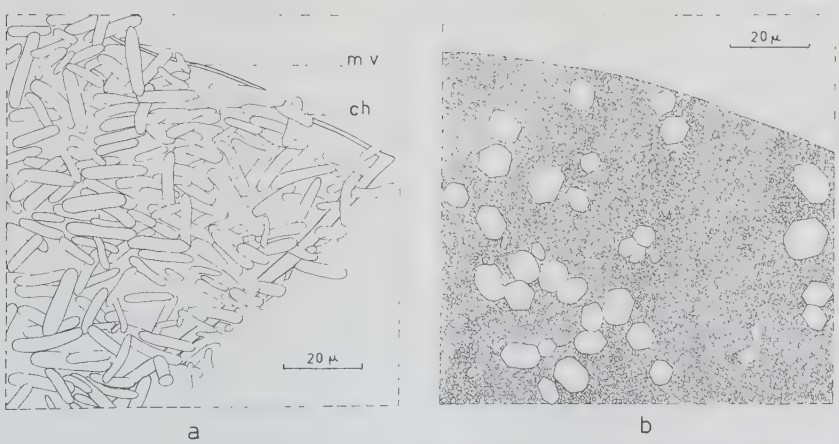


Fig. 17. — *a.* Enveloppes de l'œuf de *Scotolemon lespesi ; m.v.* = membrane vitelline ; *ch.* = chorion. — *b.* Enveloppes de l'œuf de *Scotolemon doriae.*

Les membranes de l'œuf, chorion et membrane vitelline, peuvent présenter ou non des ornementations. Elles sont fines et translucides lorsque les œufs sont entourés de mucus, et opaques dans le cas contraire. Le chorion, non lisse, est sans ornementation particulière

chez *O. gallicus*, *L. rotundum*, *H. quadridentatus* notamment, couvert de petites écailles jaunes provenant vraisemblablement du dessèchement de la masse muqueuse émise à la ponte chez *P. opilio*. Chez les *Scotolemon*, il présente une structure très particulière ; chez *S. lespesi* (fig. 17 *a*) et chez *S. lucasi* la membrane vitelline, translucide, est recouverte, en effet, d'une couche de bâtonnets cristallins, légèrement courbes, entrecroisés et de tailles diverses ; chez *S. doriae* (fig. 17 *b*) la membrane vitelline est recouverte de plusieurs épaisseurs de tout petits cristaux sur lesquels sont disséminés de très gros cristaux polyédriques.

4. Fécondité.

L'étude de la fécondité (nombre d'œufs par ponte, nombre de pontes) prend un intérêt tout particulier quand on la relie au mode de vie des animaux ou au groupe auquel appartiennent les espèces. La fécondité dépend de nombreux facteurs externes, dont certains seront étudiés dans la quatrième partie de ce travail.

La fécondité des Opilions est très variable ; les résultats actuellement publiés montrent, en effet, que les femelles peuvent pondre dans leur vie de quelques dizaines à plusieurs centaines d'œufs, et qu'une ponte peut renfermer de 1 à 276 œufs. Ces résultats ont été acquis chez 22 espèces qui appartiennent principalement aux Palpatores (20), la majorité étant des *Phalangiidae* (15). Chez plusieurs espèces les œufs de quelques pontes (parfois d'une seule) ont été simplement dénombrés ; le nombre moyen d'œufs par ponte, le nombre de pontes et la fécondité des femelles ont été, par contre, précisés dans les travaux de Immel (1954, 1955), Pabst (1953) et Phillipson (1959). Les résultats obtenus par les auteurs sont résumés dans le tableau n° 5 *a*. Mes données sur la fécondité de 17 espèces (4 *Phalangiidae*, 1 *Nemastomatidae*, 1 *Trogulidae*, 5 *Ischyropsalidae*, 5 Laniatores et 1 Cyphophthalme) sont condensées dans le tableau 5 *b*.

On peut déduire de l'ensemble de ces résultats qu'il existe trois types de ponte principaux, liés au mode de vie et à la durée de la vie adulte des femelles, ainsi qu'au groupe auquel elles appartiennent.

Premier type. — La femelle pond 1 ou 2 œufs à la fois, et fait chaque année de nombreuses pontes, étalées sur plusieurs mois. A ce type appartiennent les endogés et les muscicoles, appartenant aux Cyphophthalmes *Sironidae* et aux Laniatores *Phalangodidae* et *Travuniidae*.

Deuxième type. — La femelle dépose à chaque ponte un nombre d'œufs inférieur à 20 environ, fait de 5 à 20 pontes étalées sur plusieurs mois, et présente une période de ponte chaque année si sa vie adulte est assez longue. A ce groupe se rattachent les Palpatores

TABLEAU N° 5 *a*.

Fécondité chez les Opilions.

	Nombre d'œufs par ponte	Nombre de pontes	Fécondité
Phalangiidae :			
Phalangium opilio, Gueutal (1944*a*)....	93, 100, 190, 200	1, 2, 3	400 à 600
Platybunus pinetorum, Stipperger (1928)	276	—	—
Platybunus triangularis, Phillipson (1959)	78	estimé à 4	324 ± 56
Platybunus bucephalus, Immel (1955)..	—	—	$\bar{x} = 165$
Platybunus bucephalus, Parisot (1962).	58, 68	—	—
Mitopus morio, Phillipson (1959)	37	estimé à 6	229 ± 18
Odiellus spinosus, Sankey (1949*b*)	—	—	201
Odiellus palpinalis, Phillipson (1959) ..	—	—	103 ± 19
Oligolophus agrestis, Phillipson (1959).	26	estimé à 5	138 ± 14
Oligolophus tridens, Phillipson (1959).	27	estimé à 6	137 ± 18
Oligolophus hanseni, Phillipson (1959).	—	—	92 ± 9
Liobunum rotundum, Phillipson (1959).	—	—	149 ± 15
Lacinius ephippiatus, Phillipson (1959).	26	estimé à 4	94 ± 10
Lacinius horridus, Parisot (1962)	86	—	—
Megabunus diadema, Phillipson (1959) .	27	estimé à 3	84 ± 14
Opilio parietinus, Holm (1947)	20 à 60	—	—
Opilio parietinus, Šilhavy (1944, 1956).	50 environ	—	—
Nemastomatidae :			
Nemastoma quadripunctatum, Immel (1954)	$\bar{x} = 22$	3	66
Nemastoma lugubre 1re année, Phillipson (1959)	—	—	73 ± 7
Nemastoma lugubre 2e année, Phillipson (1959)	—	—	30 ± 10
Trogulidae :			
Trogulus nepaeformis, Pabst (1953) ...	1 à 8, $\bar{x} = 3$-4	nombreuses	—
Trogulus tricarinatus, Pabst (1953)	1 à 8, $\bar{x} = 3$	»	—
Anelasmocephalus cambridgei, Pabst (1953)	1 à 6, $\bar{x} = 2$	»	—
Triaenonychidae (Laniatores) :			
Hendea myersi, Forster (1954)	20 à 60	—	—
Divers *Soerensenellinae,* Forster (1954).	10 à 20	—	60 à 100

$\bar{x}$ = moyenne arithmétique.

muscicoles, humicoles, muscicoles-cavernicoles, cavernicoles, appartenant aux familles des *Nemastomatidae, Ischyropsalidae, Trogulidae* et à certaines espèces de *Sclerosomatinae.*

Troisième type. — La femelle dépose à chaque ponte un nombre d'œufs assez élevé ou très élevé (25 à 276), fait un petit nombre de

TABLEAU N° 5 *b*.

Fécondité chez les Opilions.

	Nombre d'œufs par pontes	Nombre de pontes	Fécondité
Phalangiidae :			
Odiellus gallicus	$\overline{x} = 75$	1 à 5	250
Liobunum rotundum	$\overline{x} = 23$	—	—
Liobunum blackwalli	$\overline{x} = 25$	—	—
Homalenotus quadridentatus	6 à 12	—	—
Nemastomatidae :			
Mitostoma pyrenaeum	$\overline{x} = 6$	2 à 5 par an	—
Trogulidae :			
Dicranolasma scabrum	1, 2, 3	—	—
Ischyropsalidae :			
Ischyropsalis luteipes	$\overline{x} = 15$	8 à 15	130 - 240
Ischyropsalis pyrenaea	$\overline{x} = 10$	3 à 6	30 à 60
Ischyropsalis nodifera	$\overline{x} = 20$	10	200
Ischyropsalis superba	$\overline{x} = 16$ (8 à 35)	5 à 10	80 à 160
Sabacon vizcayanum	12, 13, 14, 18	—	—
Phalangodidae :			
Scotolemon lespesi	1 ou 2	10 à 25 par an	—
Scotolemon doriae	1	5 à 20 par an	—
Scotolemon lucasi	1	5 (résultat sur 1 ♀)	—
Querilhacia querilhaci	1 ou 2	—	—
Travuniidae :			
Peltonychia clavigera	1	—	—
CYPHOPHTHALMES :			
Siro rubens	1	10 par an environ	40 à 50

pontes (1 à 6) en 1 à 3 mois. Ce groupe renferme tous les *Phalangiidae* épigés à vie adulte courte.

Cet aperçu synthétique m'a permis de choisir dans chacun des types précédents une espèce ou un groupe d'espèces caractéristiques pour en faire une étude approfondie. Je décris donc, en détail la fécondité chez *S. lespesi* (type 1), chez plusieurs espèces *d'Ischyropsalis* présentant des degrés divers d'adaptation à la vie souterraine (type 2), et chez *Odiellus gallicus* (type 3). L'action des facteurs externes sur la fécondité sera étudiée dans la quatrième partie.

a. FÉCONDITÉ CHEZ *Odiellus gallicus*.

Nombre d'œufs par ponte. — Le nombre d'œufs par ponte a été établi à partir de 344 pontes faites par des femelles récoltées en octobre à Toulouse, nourries tous les deux jours avec des morceaux

de *Calliphora erythrocephala*, et maintenues à la température du laboratoire (14°-16°).

Une ponte renferme en moyenne 75 œufs (moyenne arithmétique), l'écart type étant de 32,4 et les nombres extrêmes 4 et 160. La courbe de fréquence du nombre d'œufs par ponte (fig. 18) apporte des informations complémentaires importantes ; elle présente deux sommets très nets, qui montrent que les nombres d'œufs les plus fréquents sont compris l'un entre 40 et 50 et l'autre entre 80 et 100 ; on note que le second est le double du premier. Je n'ai pu encore étudier de façon précise l'origine de ce phénomène.

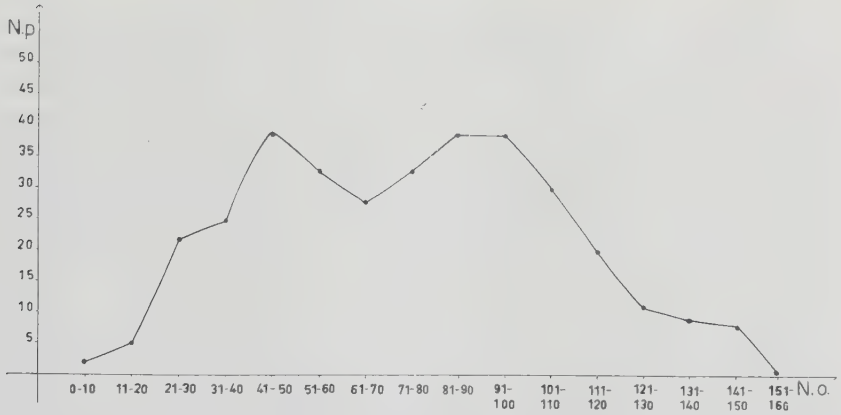


Fig. 18. — Courbe de fréquence du nombre d'œufs par ponte chez *Odiellus gallicus* ; *N.p.* = Nombre de pontes ; *N.o.* = Nombre d'œufs.

Nombre de pontes. — Le nombre de pontes n'est pas élevé ; il est le plus souvent de 2 ou de 3 ; le dépôt d'une seule ponte est assez fréquent, tandis que celui de 4 à 5 pontes est exceptionnel. La période pendant laquelle les femelles déposent leurs œufs est courte ; sa durée est le plus souvent comprise entre 10 et 40 jours, et atteint exceptionnellement 60 jours. Les femelles meurent en général quelques jours après une ponte, l'abdomen ratatiné.

Fécondité. — Le nombre total d'œufs pondus par une femelle est compris entre 200 et 300.

Intervalles entre la dernière mue et la première ponte, et entre les pontes. — Dans les conditions écologiques des mois pendant lesquels se fait la reproduction, le nombre de jours qui sépare la dernière exuviation de la première ponte est 30 en moyenne, et ce nombre varie de 20 à 43 (chiffres établis sur 20 femelles). Cette durée peut être allongée de façon considérable sous l'influence d'une température plus élevée, voisine de 21° C.

L'intervalle qui sépare la première ponte de la seconde est en moyenne de 10 jours (chiffres extrêmes : 2 et 17 ; nombre de femelles 20) ; il est sensiblement identique pour les pontes suivantes.

L'intervalle qui sépare deux pontes est donc nettement plus court que celui qui sépare la mue d'adulte de la première ponte ; une étude histologique préliminaire m'a montré que l'ovaire renferme, tout de suite après la première ponte, des œufs qui sont déjà en phase de vitellogenèse ; la différence observée provient donc du fait que la partie finale de la vitellogenèse seulement s'effectue entre deux pontes. Une étude histologique plus complète s'impose pour connaître avec précision le fonctionnement de l'ovaire du début à la fin de la période de reproduction .

b. Fécondité dans le genre *Ischyropsalis*.

Chez *Ischyropsalis luteipes* le nombre moyen d'œufs par ponte, établi sur 128 pontes faites à 11°5 C dans la grotte de Moulis, est de 15, les chiffres extrêmes observés étant de 5 et 32. La courbe de fréquence du nombre d'œufs par ponte (fig. 19) se révèle dissymétrique, et montre que les pontes renfermant 12 œufs (10 à 14) sont les plus fréquentes. Cette espèce fait, dans ces conditions, de 6 à 15 pontes, espacées les unes des autres de 3 à 10 jours. Les femelles pondent donc de 90 à 220 œufs environ au cours d'une période de reproduction s'étendant sur 6 à 7 mois.

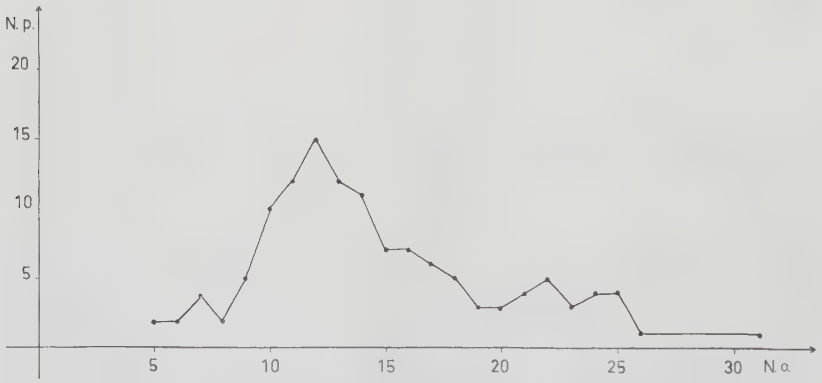


Fig. 19. — Courbe de fréquence du nombre d'œufs par ponte chez *Ischyropsalis luteipes* ; *N.p.* = Nombre de pontes ; *N.o.* = Nombre d'œufs.

Chez *I. pyrenaea*, dans les mêmes conditions, le nombre moyen d'œufs par ponte est seulement de 10 (moyenne de 30 pontes), et les femelles ne donnent que 3 à 6 pontes ; leur fécondité est donc plus faible, et elles ne donnent dans leur vie que 30 à 60 œufs.

Chez *I. nodifera*, la femelle donne en moyenne des pontes de 20 œufs, et fait environ 10 pontes séparées par des intervalles de 4 à 12 jours ; le nombre total des œufs pondus par une femelle est donc voisin de 200.

Chez *I. superba*, la femelle donne en moyenne 16 œufs par pontes, les nombres extrêmes étant 8 et 35 ; les pontes sont séparées par

des intervalles voisins de 15 jours, et une femelle donne de cinq à dix pontes ; sa fécondité est donc de 80 à 160 œufs.

c. Fécondité chez *Scotolemon lespesi*.

La fécondité de *S. lespesi* a été étudiée chez 9 femelles élevées avec des mâles à 16° C. En 127 jours d'expérience, de mai à août, les femelles ont pondu de 6 à 10 œufs chacune, ce qui correspond au dépôt d'un œuf tous les 12 à 20 jours, en moyenne. Une femelle pond vraisemblablement 10 à 25 œufs pendant sa période de reproduction annuelle.

5. Modifications de la taille des œufs et de la fécondité en relation avec le mode de vie.

Chez les Opilions européens, seuls les groupes endogés ou muscicoles (*Sironidae, Phalangodidae, Travuniidae, Nemastomatidae* et *Ischyropsalidae*) présentent quelques espèces inféodées aux milieux souterrains profonds. L'étude de la fécondité des femelles en rapport avec leur biotope permet de mettre en évidence les faits suivants : 1) Chez tous les *Sironidae* et *Phalangodidae* étudiés, quels que soit leur biotope et la profondeur à laquelle ils vivent, la ponte d'un œuf unique est pratiquement la règle ; la grosseur de cet œuf n'est cependant pas exceptionnellement élevée par rapport à la grosseur de l'abdomen. De ce fait, les modifications que sont susceptibles de présenter les espèces qui vivent dans les cavernes ne peuvent être que peu importantes (augmentation de la taille des œufs, et diminution du nombre de pontes) ; 2) Chez les *Nemastomatidae* et chez les *Ischyropsalidae* muscicoles les pontes contiennent un assez grand nombre d'œufs, et les modifications susceptibles d'être réalisées chez les espèces cavernicoles peuvent porter sur le nombre des pontes, le nombre d'œufs par ponte et la taille des œufs. Dans le cas des *Ischyropsalidae*, les chiffres précédemment donnés montrent qu'il y a chez *I. pyrenaea* diminution du nombre des œufs pondus à chaque ponte, et abaissement de la fécondité. Les mesures suivantes montrent, de plus, que ses œufs sont plus gros que ceux des autres espèces (cf également fig. 25) :

Espèce	*I. pyrenaea*	*I. luteipes*	*I. nodifera*	*I. superba*
Diamètre des œufs à la ponte	1,40 mm	0,85 mm	0,90 mm	0,90 mm

Chez les *Travuniidae*, nous n'avons aucune donnée concernant ces problèmes du fait de l'extrême rareté des espèces les plus typiques (*Arbasus caecus, Abasola sarea,* dans le cas de la faune pyrénéenne). Cette extrême rareté pose, du reste, le problème du biotope réel de ces espèces (1).

(1) *Arbasus caecus* est connu par 4 ou 5 exemplaires pris dans différentes grottes ; un seul exemplaire a été récolté dans la grotte de Lestelas malgré les très nombreuses chasses faites dans celle-ci ; il est donc vraisemblable que cette grotte ne constitue pas son biotope normal.

En conclusion, chez les Opilions, la ponte d'un seul œuf et une fécondité relativement faible s'observent d'une part dans des lignées anciennes (Cyphophthalmes et certains Laniatores), d'autre part, chez des espèces soumises à des facteurs écologiques de milieux variés et vastes (milieu endogé, annexes du sol telles que les mousses, grottes). La grotte n'apparaît au point de vue écologique qu'un cas limite par rapport aux autres milieux, dans lequel peuvent se trouver réalisés les cas les plus poussés de modifications.

Chapitre III.

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT.

Le développement embryonnaire et post-embryonnaire des Arachnides a fait l'objet d'un nombre considérable de travaux, qu'il est impossible de citer tous ici. Je rappelle seulement que les travaux de Holm (1940) et de M. Vachon (1953, 1957, 1958), chez les Araignées, ont attiré l'attention sur les stades précédant ou suivant de peu l'éclosion, et montré l'importance morphologique, biologique et évolutive de la période larvaire.

J'ai entrepris chez les Opilions l'étude du développement sous ses différents aspects, et j'ai retrouvé des phénomènes analogues à ceux qui ont été décrits chez les Araignées au point de vue de la position de l'éclosion dans le développement (Holm, Vachon) et au point de vue biométrique (Juberthie 1955, Dresco-Derouet 1959).

A. — Les périodes de la vie d'un Opilion.

La vie d'un Opilion se divise en quatre grandes périodes qui sont, en utilisant à un détail près la terminologie mise au point par M. Vachon pour les Araignées, les périodes : embryonnaire, larvaire, nymphale et adulte.

La période larvaire et la période nymphale sont rythmées et caractérisées par des exuviations et des cycles de mues.

J'appelle l'animal entre deux exuviations larve ou nymphe, et je lui attribue un nombre (N1, N2 etc.) selon sa place dans le développement, et s'il est bien caractérisé morphologiquement, ce qui n'est parfois réalisé que pour les premiers stades.

Ces coupures morphologiques sont complétées par un découpage biométrique du développement, qui peut ou non se superposer au

précédent, et dont l'unité est l'étape de croissance, qui s'étend sur un ou plusieurs intermues. Les étapes peuvent être groupées en phases de croissance, telles que la phase de puberté pendant laquelle l'animal acquiert ses caractères sexuels secondaires.

B. — Période embryonnaire.

J'appelle période embryonnaire chez les Opilions, la période qui s'étend de la ponte à la première mue non comprise. Le choix de ce critère terminal doit être dès maintenant motivé.

On pourrait, selon la conception classique et en général la plus commode, considérer que l'éclosion marque la fin du développement embryonnaire. Or chez les Opilions, ainsi que je le montrerai, l'éclosion se situe, selon le groupe, à des moments différents du développement.

On pourrait également penser que l'arrêt de l'alimentation de l'animal à partir des réserves vitellines marque la fin de la période embryonnaire ; dans ce cas, le premier stade postérieur à l'éclosion serait encore un embryon. Ce critère ne peut, cependant être retenu ; on sait, en effet, que les larves de certains *Bathyciinae* hypogés vivent exclusivement des réserves accumulées dans un œuf énorme et donnent directement l'imago.

Il n'est, de même, pas possible, chez les Opilions, de considérer que la période embryonnaire s'arrête à la fin de l'inversion, ainsi que Legendre (1956, 1959) l'a admis chez les Araignées. Le développement embryonnaire se caractérise, en effet, par une désynchronisation dans la différenciation des organes ; on constate que l'ectoderme se différencie en premier et sécrète une cuticule portant les phanères, les griffes et la dent d'éclosion qui sont caractéristiques de la larve ; on ne peut considérer que celle-ci est d'ores et déjà constituée, car ses caractères anatomiques internes se modifient à chaque instant ; les organes se différencient chacun selon son rythme et tous selon le mode embryonnaire ; les pigments oculaires et tégumentaires caractéristiques de la larve ne se déposent qu'à la fin de la différenciation du tube digestif et un peu avant le commencement des phénomènes préparatoires à la mue.

A ce moment, seulement, la morphologie et l'anatomie de l'animal ont atteint un palier, les processus embryonnaires sont achevés et vont être relayés par les phénomènes cycliques de la mue caractéristiques des périodes larvaires et nymphales. J'appelle ce stade d'équilibre « larve », et la phase embryonnaire pendant laquelle s'est édifiée sa structure « phase d'organogenèse larvaire ».

Chez les Opilions la période embryonnaire s'arrête, donc, lorsque l'organisation de l'embryon est terminée, et avant le commencement des processus préparatoires à la première mue.

1. Développement embryonnaire d'*Odiellus gallicus*.

Le développement embryonnaire d'*O. gallicus* peut être divisé en cinq phases principales : I. Segmentation. — II. Formation de la bandelette germinative. — III. Métamérisation du prosoma. — IV. Inversion. — V. Organogenèse larvaire.

La durée moyenne de chacune de ces phases a été déterminée sur des œufs soumis à 11°5 C, et les résultats suivants ont été obtenus.

Segmentation	de la ponte au 6e jour.
Formation de la bandelette germinative	du 6e au 15e jour.
Métamérisation du prosoma	du 15e au 20e jour.
Inversion	du 20e au 45e jour.
Organogenèse larvaire	du 45e au 80e jour.

Une chronologie plus détaillée est donnée dans les figures 20 à 24.

J'ai limité mon étude à la description des phénomènes qui sont visibles par observation à travers les membranes de l'œuf ; j'ai, ainsi, établi des tables de développement, comparables à celles des Batraciens (Gallien et Houillon 1951, Cambar et Marot 1954, Cambar et Gipouloux 1956). Ces tables sont indispensables aux expériences réalisées dans les quatrième et cinquième parties de ce travail.

Phase I et II. — Du fait de la méthode utilisée, l'étude des phases de segmentation et de formation de la bandelette germinative est seulement ébauchée ; des coupes histologiques, et des marques colorées selon une méthode analogue à celle inaugurée chez les Araignées par Holm (1952) eussent été nécessaires, mais cette étude serait sortie du cadre imparti à ce travail. Notons que la segmentation aboutit à une périblastule, et que le début de la phase II est marqué, semble-t-il, par l'apparition à la surface du vitellus d'un massif de cellules germinales ; la différenciation précoce de l'ébauche génitale est un phénomène bien connu chez les Arachnides (Dawydoff 1928, Holm 1947), qui a été découvert chez les Phalangides (Faussek 1891).

Phase III. — Elle est caractérisée par d'importants déplacements de cellules, qui aboutissent à la condensation du matériel cellulaire à la face ventrale du vitellus, et à la formation des ébauches des appendices du prosoma, de la plaque céphalique et de la plaque anale.

Au début de cette phase, six somites, la plaque céphalique et la plaque anale se différencient simultanément et occupent la plus grande partie de la surface du vitellus (stade III_1). Les somites et les plaques, par des mouvements cellulaires dirigés de la face dorsale vers la face ventrale, se condensent à la face ventrale du vitellus (III_2), tandis que la face dorsale, aplatie, n'est plus recouverte que d'une mince couche de cellules. Avant l'achèvement de ces mouvements, le matériel cellulaire des six somites, situé près de la ligne médio-ventrale, se déplace légèrement vers les lignes latéro-ventrales ; ce mouvement intéresse en premier les quatre somites antérieurs, et se propage ensuite aux deux somites postérieurs (III_3). La

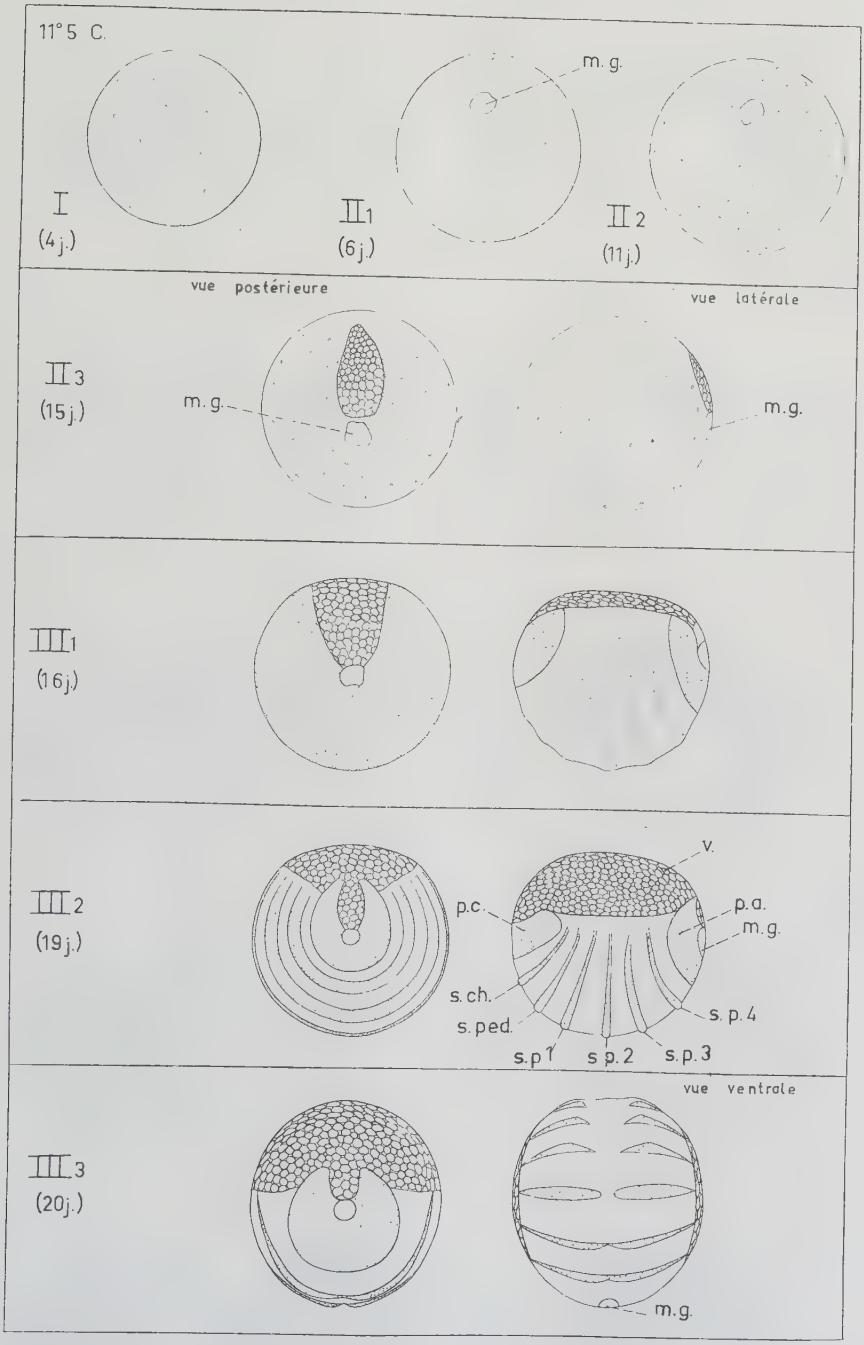
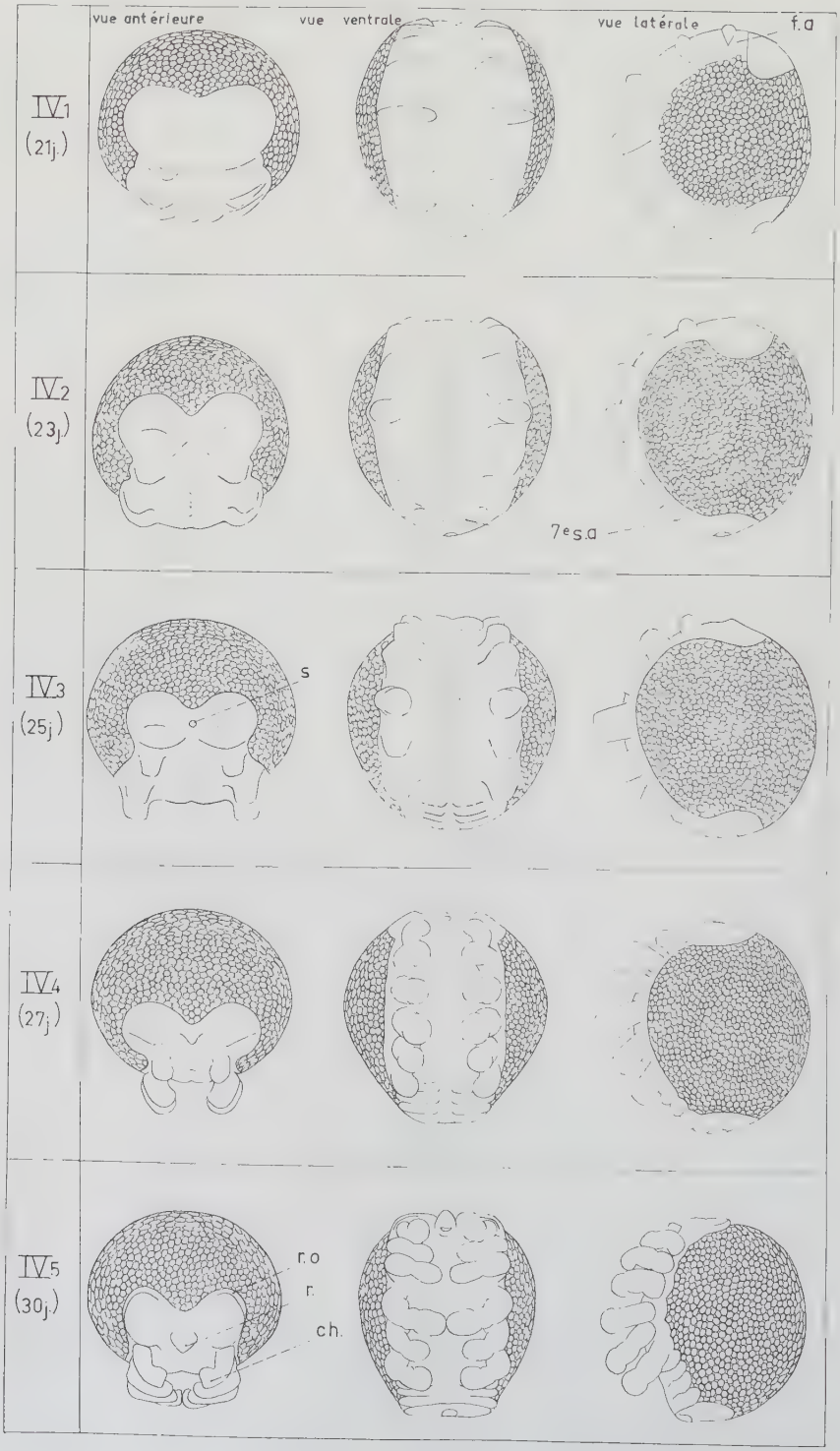
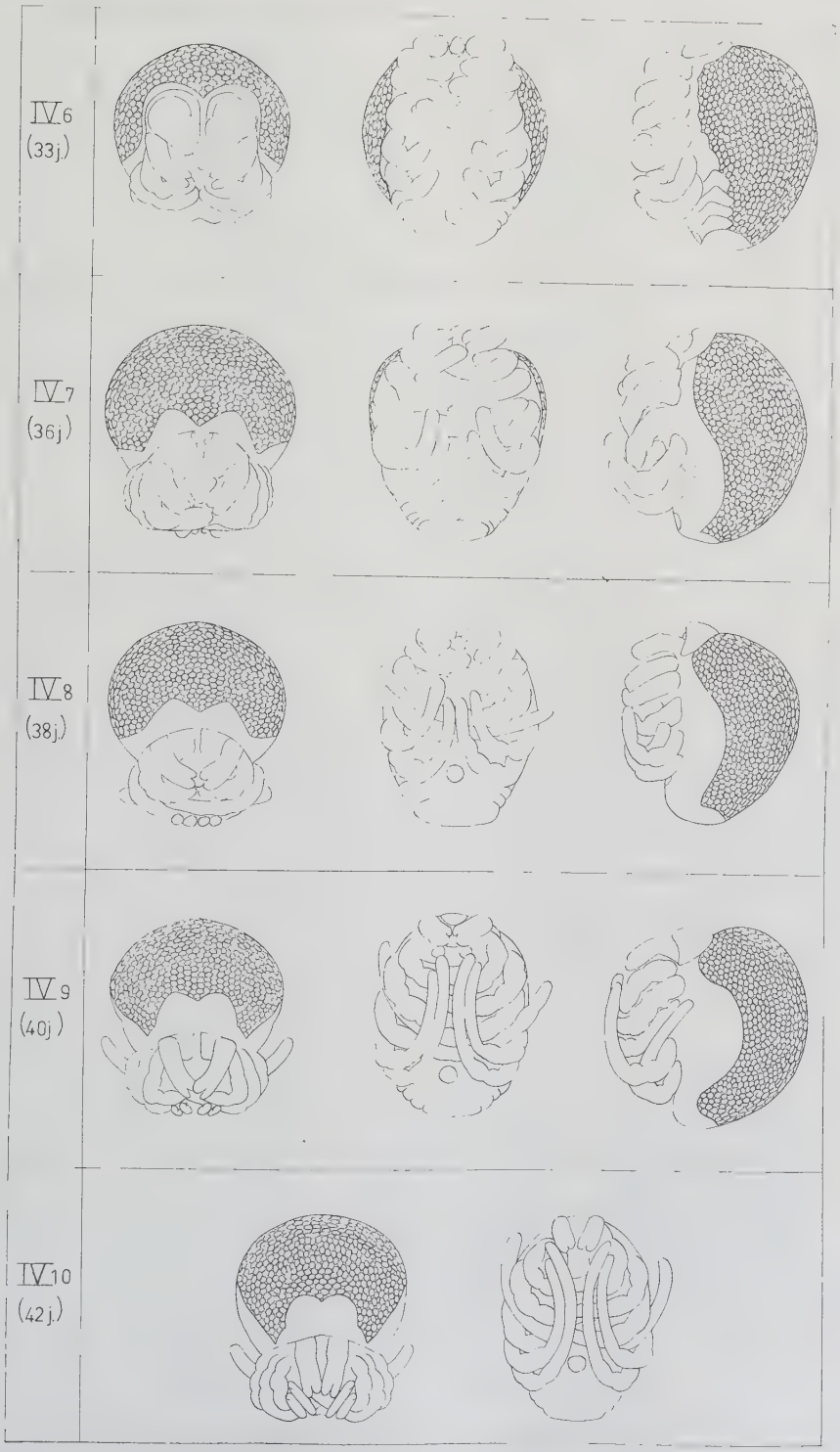
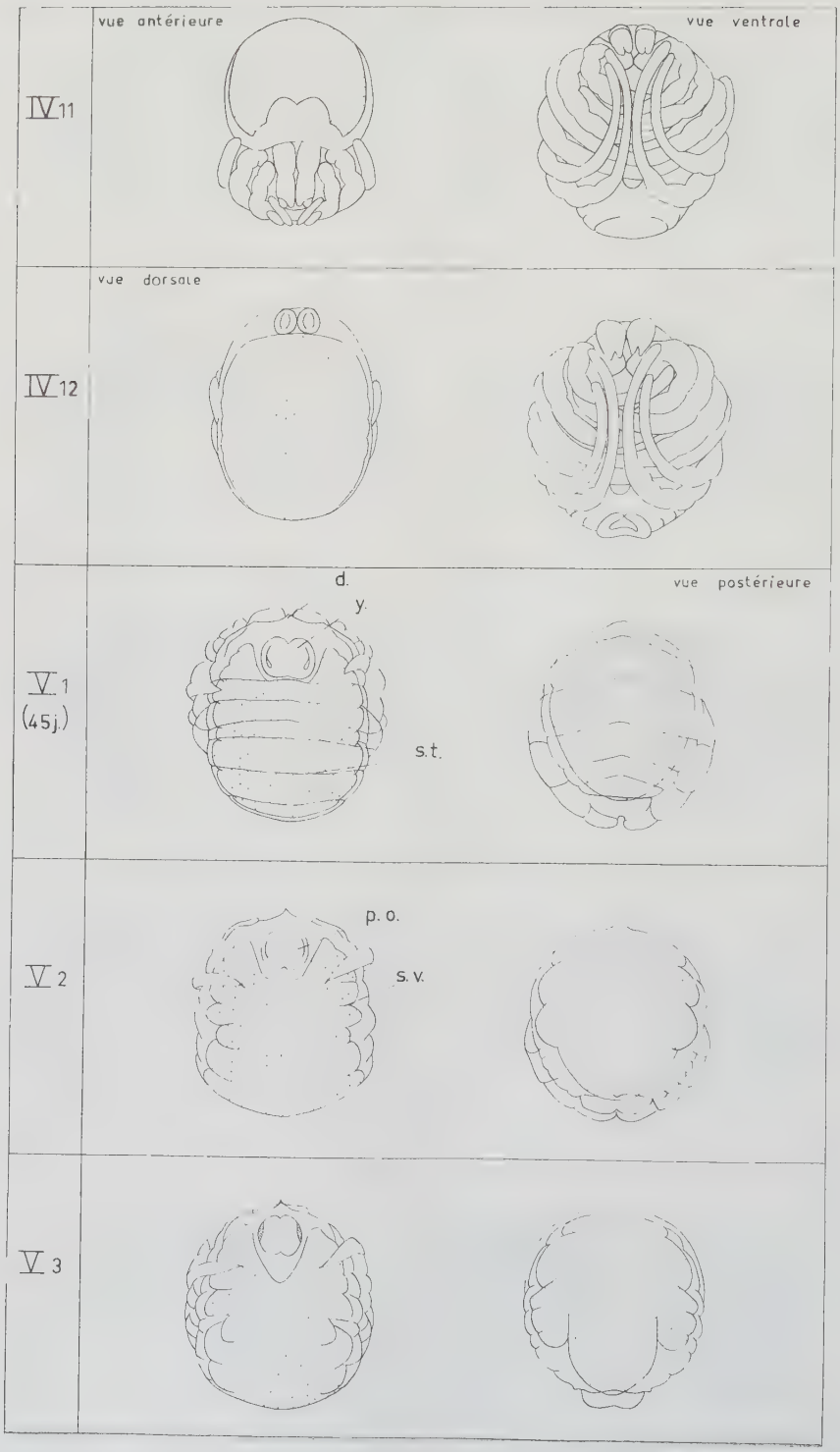
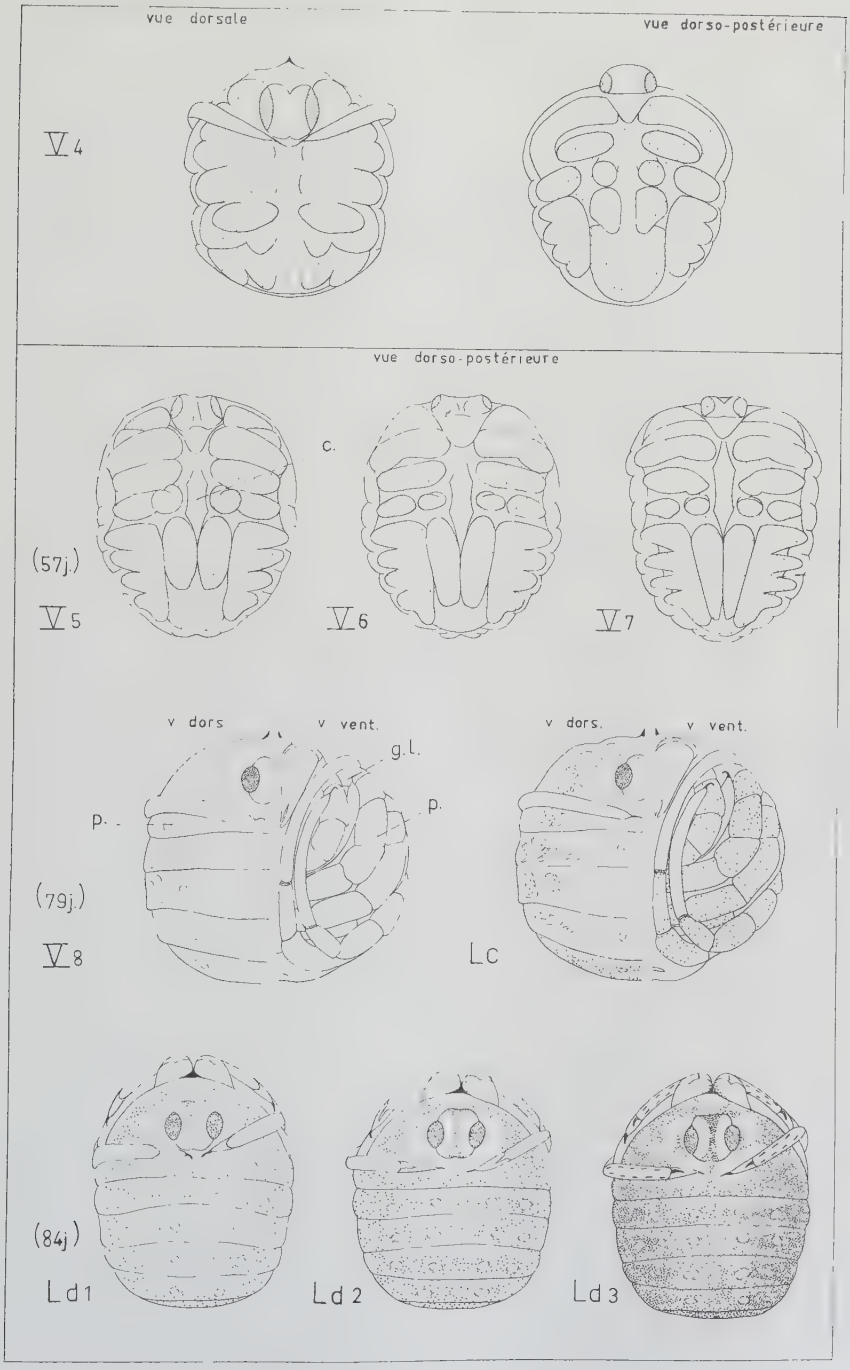


FIG. 20-24. — Tables de développement d'*Odiellus gallicus* ; *c.* = cœur ; *ch.* = chélicère ; *d.* = dent d'éclosion ; *f.a.* = face antérieure ; *g.l.* = griffe larvaire ; *m.g.* = masse génitale ; *p.* = pigment ; *p.a.* = plaque anale ; *p.c.* = plaque céphalique ; *p.o.* = pigment oculaire ; *r* = rostre ; *r.o.* = repli oculaire ; *s.* = orifice stomodéal ; *s.a.* = sternite abdominal ; *s.ch.*, *s.ped.*, *s.p.*1, *s.p.*2, *s.p.*3, *s.p.*4 = somite des chélicères, des pédipalpes, des pattes 1, 2, 3 et 4 ; *s.t.* = segmentation du tégument ; *s.v.* = segmentation du vitellus ; *v.* = vitellus ; *v.dors.* = vue dorsale ; *v.vent.* = vue ventrale ; *y.* = yeux.


vue antérieure
vue ventrale
vue latérale
f.a
IV.1
(21j.)
IV.2
(23j.)
7es.a
IV.3
(25j.)
s
IV.4
(27j.)
IV.5
(30j.)
r.o
r.
ch.


IV 6
(33j.)
IV 7
(36j.)
IV 8
(38j.)
IV 9
(40j.)
IV 10
(42j.)


IV 11
vue antérieure
vue ventrale
IV 12
vue dorsale
V 1
(45j.)
d.
y.
vue postérieure
s.t.
V 2
p. o.
s. v.
V 3


vue dorsale
vue dorso-postérieure
V 4
vue dorso-postérieure
c.
(57j.)
V 5
V 6
V 7
v dors
v vent.
g.l.
p.
p.
(79j.)
V 8
v dors.
v vent.
Lc
(84j)
Ld 1
Ld 2
Ld 3

bandelette germinative se trouve ainsi scindée en deux moitiés parallèles, et les ébauches des six paires d'appendices sont alors constituées. L'aspect de l'embryon à la fin de cette phase est représenté figure 21 stade IV_1.

Phase IV. — Elle est caractérisée par l'inversion de courbure de l'embryon. Ce phénomène complexe et très important s'accompagne d'autres processus dont les plus visibles sont : la migration des cellules germinales, la formation des replis oculaires, le rapprochement des chélicères sur la ligne médio-antérieure, la formation de l'orifice buccal, la croissance des appendices, et la formation de la paroi dorsale du corps.

L'inversion, chez *Odiellus gallicus*, semble la conséquence de la différenciation et de la croissance des somites de l'opisthosoma ; elle ne provient pas d'un écartement des deux moitiés de la bandelette germinative comme chez les Araignées (Wallstabe 1908). Au début de la phase IV, le septième somite se différencie en avant de la plaque anale, le huitième suit peu de temps après, puis le neuvième, et le dixième ; à ce moment, on voit nettement les somites de l'opisthosoma se développer vers les faces latéro-dorsales du vitellus ; le centre de croissance est localisé dans la zone sub-terminale des parties latérales des somites, où il est indiqué par une protubérance ; les parties latérales des somites tendent alors non seulement à progresser vers la face dorsale, mais encore vers l'avant et vers l'arrière ; cette croissance précède celle des somites prosomatiques. Les directions de croissance des parties latérales des somites de l'opisthosoma provoquent, étant donné la position de l'embryon sur le vitellus, l'inversion de courbure de l'embryon, et amènent la plaque anale en position de plus en plus ventrale (IV_2 à IV_9).

Une des conséquences les plus importantes de l'inversion est l'enfoncement de la partie médio-ventrale des premiers sternites entre les ébauches des pattes 4 et 3, de sorte que l'orifice génital, au lieu de s'ouvrir à la partie antérieure et ventrale de l'opisthosoma, est reporté vers l'avant et s'ouvre entre les hanches des pattes.

Durant l'inversion, le massif de cellules germinales migre vers l'avant. Localisé au centre de la plaque anale, face postérieure de l'embryon, au stade IV_1, il se déplace progressivement vers l'avant pour se fixer, face ventrale, un peu en arrière des ébauches de la quatrième paire de pattes (IV_8).

La plaque céphalique est également l'objet de profonds remaniements. Deux replis oculaires se forment (IV_5 à IV_{10}) donnant les ébauches des yeux, tandis que la partie médiane de la plaque s'enfonce pour donner le cerveau.

L'orifice stomodéal apparaît au début de cette phase (IV_2). Une protubérance se forme à sa face dorsale, croît ensuite vers la face ventrale de l'embryon pour donner le rostre, et participe à la formation de l'orifice buccal proprement dit (IV_6). Les ébauches des chélicères, post-orales et latérales au stade IV_1, se rapprochent l'une de l'autre sur la ligne médiane et se déplacent un peu vers l'avant,

Au stade IV_{11}, elles ont leur position pré-orale définitive ; celle-ci résulte, chez cette espèce, de deux processus, le premier étant les mouvements propres des chélicères, et le second, la migration de l'ébauche du rostre vers la face ventrale aboutissant à la formation d'un orifice buccal moins antérieur que l'orifice stomodéal.

La croissance des ébauches des appendices s'effectue également à cette phase. Les ébauches des pattes 2 se croisent sur la ligne médio-ventrale et remontent de chaque côté jusqu'au niveau des ébauches oculaires ; les ébauches des pattes 3 et 4 se recourbent vers la ligne médio-ventrale, et leur partie distale devient parallèle à l'axe du corps. A la fin de cette phase, la croissance des appendices est presque terminée et des constrictions annoncent les futurs articles.

Les somites de l'opisthosoma et du prosoma achèvent leur progression vers la face dorsale, qu'ils rejoignent à la fin de l'inversion, et où ils forment un bourrelet longitudinal. La paroi du corps est alors constituée, la sécrétion d'une mince cuticule se produit, la phase suivante commence.

Phase V. — Au cours de cette phase, les organes de la larve achèvent de se différencier. Dès les premiers stades, les phanères, les griffes et la dent d'éclosion sont formés ; ces derniers se colorent ensuite progressivement en gris, puis en noir.

Les yeux terminent leur différenciation, et commencent à se colorer à partir du stade V_2 ; un pigment rose-orangé se dépose en premier, suivi et masqué par un pigment marron-noir.

La formation des cœcums digestifs commence dès le premier stade et nécessite presque toute cette phase pour s'achever. La partie dorsale du vitellus se segmente sur ses bords, selon des lignes correspondant notamment aux lignes de suture des premiers segments de l'opisthosoma (V_1 à V_3) ; une segmentation primaire du vitellus, liée à la segmentation du corps, s'établit ainsi ; cette segmentation s'accompagne bientôt d'un léger rétrécissement au niveau du huitième segment. Deux scissures longitudinales, équidistantes des bords latéraux et de l'axe médian, divisent ensuite la partie postérieure du vitellus ; cette subdivision est suivie de la formation d'une gouttière sagittale et dorsale, dans laquelle le cœur se différenciera (V_5 à V_7). A la segmentation primaire fait donc suite, une division secondaire, qui aboutit à la formation des cœcums de la région dorsale du corps (V_4). Deux petits cœcums sub-postérieurs et latéraux, ainsi que deux cœcums sub-postérieurs et paramédians se sont ainsi formés, tandis que la partie médiane du vitellus donne le gros sac intestinal occupant la partie centrale de l'opisthosoma. La formation des cœcums se termine, non par des cloisonnements des masses vitellines, mais par la croissance vers l'arrière des cœcums sub-postéreurs (V_4 à V_7) ; à la fin de leur croissance (V_7), ces cœcums recouvrent la partie postérieure de la face dorsale du sac intestinal central ; les deux cœcums les plus latéraux présentent, de plus, une segmentation transversale de leur face latérale externe.

Le cœur se forme au stade V_5 et commence à battre au stade V_6 ou V_7.

Le pigment rose des pattes et du corps se dépose lorsque les cœcums sont formés. Il commence à se déposer au stade V_8 sous la cuticule des articles des pattes à l'exception du tarse, et atteint son maximum d'intensité au stade Lc ; à ce stade, métatarse, tibia, patelle et fémur sont roses, tandis que la hanche présente une tache rose sub-apicale sur sa face ventrale. Un pigment orangé se dépose sensiblement au même moment près des lignes de suture des tergites postérieurs, puis, par plaques de forme irrégulière, près des bords des tergites (V_8) ; ce dépôt atteint son maximum de densité au stade suivant (Lc). Le dépôt de ces pigments s'accompagne de la formation de petites taches blanc-argenté, disséminées sur le corps et formant deux arcs sur le tubercule oculaire ; ces taches sont vraisemblablement formées de guanine comme chez tous les Arachnides.

L'embryon a atteint un état d'équilibre, les processus embryonnaires sont terminés et vont être relayés par les processus typiques du développement post-embryonnaire. Ce stade est le premier stade larvaire (Lc) (1).

2. Développement embryonnaire des autres Opilions.

Le développement embryonnaire, tel qu'il vient d'être décrit et que le représentent les tables de développement chez *O. gallicus*, est comparable dans ses grandes lignes et dans beaucoup de ses détails à ceux qui ont été décrits chez *Opilio parietinus* par Holm (1947), chez *Phalangium opilio* et *Platybunus triangularis* par Moritz (1957), chez *P. opilio* et *Lacinius ephippiatus* par Winkler (1957), et à celui d'*Homalenotus quadridentatus* ; j'ai observé, chez cette espèce, que les derniers stades de la pigmentation sont seuls un peu différents, les pigments, rose et orangé, ne se formant pas.

Chez les *Ischyropsalidae*, les *Nemastomatidae*, et les *Phalangodidae* dont j'ai étudié le développement (*Ischyropsalis luteipes, I. pyrenaea, I. nodifera, I. superba, Mitostoma pyrenaeum, Scotolemon lespesi* et *Querilhacia querilhaci*), les grandes lignes et en général les stades de développement des phases III, IV et V sont identiques ; les stades finaux de formation des cœcums et de croissance des pattes, et les stades de pigmentation, seuls sont différents ; une grande partie des tables d'*O. gallicus* peut donc être utilisée pour ces espèces. La chronologie du développement varie, cependant, selon l'espèce ; chez *I. luteipes*, par exemple, à 11°5 C, la masse de cellules germinales apparaît le quatrième jour, les six somites (III_1) se forment le dixième jour, l'inversion commence (IV_1) vers le

(1) La période larvaire renferme un seul stade, et les modifications que subit la larve rentrent dans le cadre du cycle d'intermue ; j'utilise donc la nomenclature des périodes d'intermue définies par Drach (1939) chez les Crustacés. En conséquence, la période d'équilibre correspond à la période *c* et la période suivante, préparatoire à la mue, à la période *d*.

quinzième jour, la phase d'organogenèse larvaire (V_1) vers le vingt-cinquième jour, et la larve (Lc) vers le quarantième jour.

Chez les Palpatores et les Laniatores étudiés, les six somites du prosoma se forment simultanément et conjointement à la plaque céphalique et à la plaque anale (fig. 25 *a, b, c, d*). Cette uniformité dans le développement des somites chez les Opilions est importante ; on sait, en effet, que chez les Arachnides le nombre de somites qui

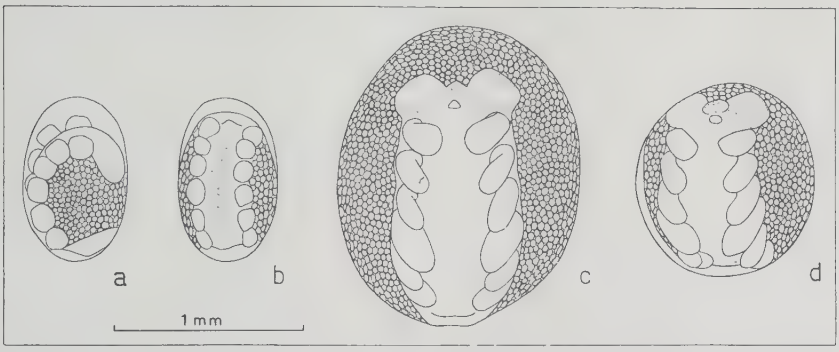


Fig. 25. — Stades du développement embryonnaire. — *a* et *b*. *Mitostoma pyrenaeum*. — *c*. *Ischyropsalis pyrenaea*. — *d*. *Ischyropsalis nodifera*. Même échelle.

se différencient en premier et simultanément varie selon l'ordre considéré, et que souvent le somite des chélicères apparaît après les autres somites du prosoma (Brauer 1895, Schimkewitsch 1906, 1911, Wallstabe 1908, Holm 1940, 1954, Kaestner 1948, Dawydoff 1949, Yoshikura 1954). Il est à noter que j'ai observé un stade à six somites chez *Siro rubens*, mais je ne peux affirmer dans ce cas que ceux-ci apparaissent simultanément.

C. — Période larvaire.

1. Période larvaire d'*O. gallicus*, des Palpatores, et des Laniatores *Phalangodidae*.

La période larvaire se caractérise par sa brièveté et par le fait qu'elle est presque entièrement incluse dans l'œuf.

Chez *O. gallicus* la larve venant de se former (Lc) effectue les processus préparatoires à l'exuviation. La rétraction de l'extrémité des tarses en est le premier signe visible (Ld 1). Les nouvelles griffes et les nouveaux poils se forment ensuite, tandis que le tégument de la nymphe 1 est sécrété ; les griffes et les poils de la future nymphe se colorent progressivement en gris (Ld 2), puis en noir (Ld 3) ; la face dorsale du corps se teinte en gris au cours des stades Ld 2 et Ld 3, le pigment se disposant de façon différente chez les individus selon un certain nombre de types dont le déterminisme est génétique

(étude non publiée). L'éclosion se situe à la fin du stade Ld 3 ; la larve s'éloigne péniblement des enveloppes de l'œuf à l'aide de mouvements du corps et des pattes, identiques à ceux qui ont été décrits par Šilhavy (1944) chez *Lophopilio palpinalis*. Elle mène une vie libre extrêmement courte, car elle mue de dix minutes à une heure après l'éclosion.

La larve (fig. 24, Lc) porte une dent d'éclosion sur le bord frontal du prosoma ; elle est dépourvue d'anus et de tubercule oculaire, et ses poils sont rares, courts et incolores ; les doigts des chélicères sont inachevés et non fonctionnels ; le tarse des pattes est uniarticulé, et un gros denticule incolore sub-apical est localisé à la face antérieure du fémur, de la patelle et du tibia des pédipalpes (fig. 26 *a*). La larve se nourrit à partir des réserves vitellines enfermées dans ses diverticules intestinaux, et elle se meut difficilement.

Fig. 26. — *Odiellus gallicus*. — *a*. Articles distaux du pédipalpe de la larve. — *b*. Pédipalpe de la première nymphe ; *fe* = fémur ; *pa*. = patelle ; *ti*. = tibia ; *ta*. = tarse ; *te*. = tendon. La pigmentation du tégument au stade nymphal n'est pas représentée.

La période larvaire des *Ischyropsalidae* et des *Phalangiidae* que j'ai étudiés (*I. luteipes, I. superba, I. nodifera, I. pyrenaea, Phalangium opilio, Liobunum rotundum, L. blackwalli, Platybunus triangularis, Oligolophus agrestis, Megabunus diadema, Homalenotus quadridentatus, Astrobunus grallator*) est identique à celle d'*O. gal-*

licus. Les larves diffèrent simplement par de petits caractères morphologiques et chétotaxiques. Il est à noter que la larve des *Ischyropsalidae* porte deux dents d'éclosion paramédianes sur le bord frontal du prosoma.

La période larvaire est semblable à celle des espèces précédentes chez les *Phalangodidae* étudiés. La larve ressemble beaucoup à celle des Palpatores ; les pédipalpes, en particulier, sont dépourvus des longs poils tuberculés caractéristiques des nymphes et des adultes des *Phalangodidae*, et ils possèdent une griffe courte et trapue (fig. 27).

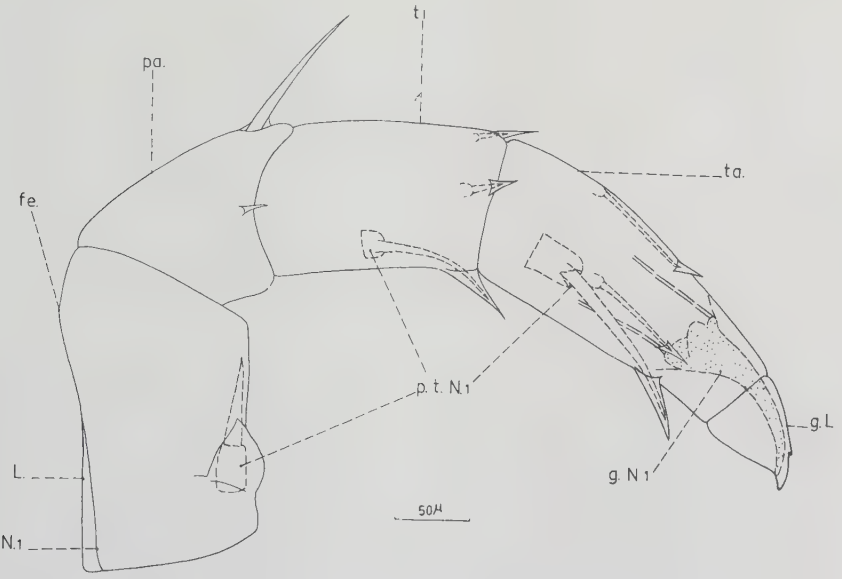


FIG. 27. — Pédipalpe de la larve de *Scotolemon lespesi*, face externe ; le pédipalpe de la nymphe 1 est visible par transparence ; *g.l.* = griffe de la larve ; *g.N.1.* = griffe de la nymphe 1 ; *p.t.N.1* = poils tuberculés de la nymphe 1 ; abréviation des articles identiques à celles de la fig. 26.

2. Période larvaire d'un Cyphophthalme.

Chez *Siro rubens* la larve éclôt au stade Lc, à la fin du développement embryonnaire et avant le commencement des processus de la mue. Elle reste près des membranes de l'œuf ou se réfugie dans une anfractuosité, et mue au bout de quatre à sept jours.

L'éclosion est donc plus précoce chez les Cyphophthalmes que chez les autres Opilions, de sorte que toute la période larvaire est libre, et que les processus préparatoires à la mue ont lieu après l'éclosion.

La larve de *Siro rubens* (fig. 28) porte deux dents d'éclosion frontales, parasagittales ; l'anus n'est pas formé, et les tergites 8, 9 et

10 constituent avec les sternites 8 et 9 une masse indivise pyramidale portant des différenciations chitineuses jaunes, en forme de dents. La chétotaxie du corps est simple et métamérique ; le prosoma porte une rangée antérieure de 4 poils et deux rangées postérieures de 2 poils chacune sur les territoires correspondant aux segments des pattes 3 et 4 ; l'opisthosoma présente 2 poils sur chacun des quatre premiers tergites ; les tubercules des glandes odorantes

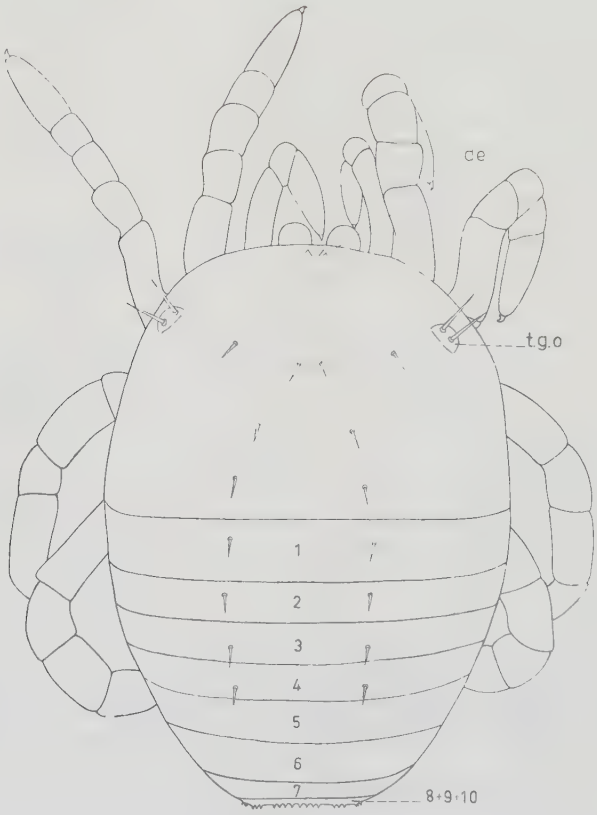


Fig. 28. — Larve de *Siro rubens*, vue dorsale ; *d.e.* = dent d'éclosion ; *t.g.o.* = tubercule des glandes odorantes.

sont ornés de 2 poils plus longs que les autres. Les chélicères ont leur premier article incliné vers le sol et leurs doigts sont pratiquement sans dents et non fonctionnels (fig. 29). La forme de la griffe des pédipalpes est proche de celle des pattes ; les tarses sont dépourvus de solénidions et leurs processus sensitifs sont simplement ébauchés (fig. 29). La larve se nourrit à partir des réserves vitellines enfermées dans les diverticules intestinaux.

3. Comparaison des périodes larvaires des Opilions et des Araignées.

La comparaison des caractères de la larve des Opilions et des stades de la période larvaire des Aranéides tels qu'ils ont été décrits par Vachon (1957) montre qu'ils sont assez semblables. La larve des Opilions, par ses caractères morphologiques bien développés et par son aspect qui n'est pas « fœtal », se rapproche du stade larvaire *sensu stricto* des Araignées ; il n'y a donc pas de stades prélarvaires chez les Opilions.

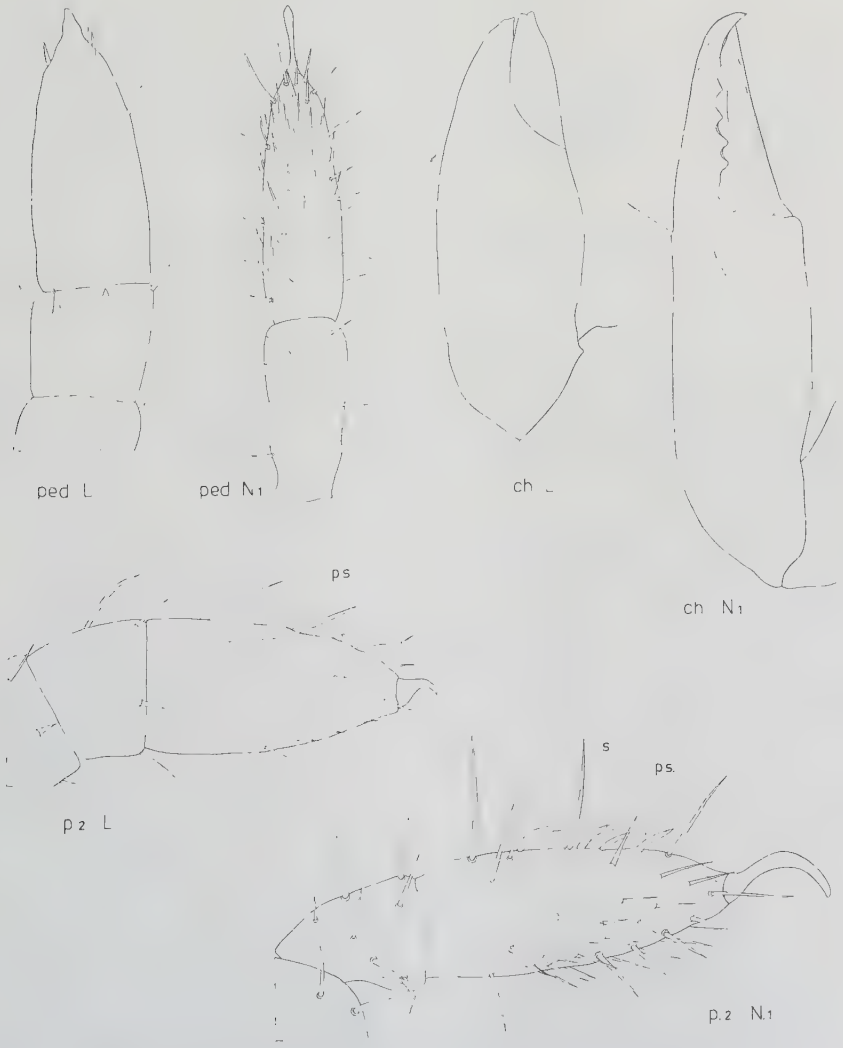


Fig. 29. — Morphologie comparée de la larve et de la nymphe 1 de *Siro rubens* ; *ch.L., ped.L., p.2L.* = chélicère, pédipalpe et patte 2 de la larve ; *ch. N.1, ped. N.1, p.2 N.1* = chélicère, pédipalpe et patte 2 de la nymphe 1 ; *p.s.* = processus sensitif ; *s.* = solénidion baculiforme.

D. — Période nymphale.

La période nymphale débute après la première exuviation et présente un nombre de stades relativement élevé, qui diffère selon les groupes. Les caractères morphologiques des nymphes se modifient peu à peu pour aboutir à ceux des adultes, le corps et les appendices augmentant de taille à chaque exuviation.

1. Nombre de stades nymphaux.

Les jeunes effectuent un certain nombre de mues au cours de la période nymphale, mais ce nombre n'est connu que chez quelques Palpatores. J'ai complété les données actuelles par des observations chez plusieurs espèces de Palpatores, de Laniatores et de Cyphophthalmes, et j'ai résumé l'ensemble de nos connaissances dans le tableau n° 6.

Tableau n° 6.

Espèces	Nombre de nymphes	Taille des adultes	Auteurs
Odiellus gallicus	5 (rarement 4)	++++	
Homalenotus quadridentatus	6	+++	
Ischyropsalis pyrenaea	6	++++	
Ischyropsalis luteipes	6 (parfois 5)	+++	
Ischyropsalis superba	6	++++	
Ischyropsalis nodifera	6	+++	
Scotolemon lespesi	5	++	
Siro rubens	5	+	
Anelasmocephalus cambridgei.	4	++	Pabst 1953
Trogulus nepaeformis	5	++++	Pabst 1953
Trogulus tricarinatus	5	+++	Pabst 1953
Nemastoma quadripunctatum	6	+++	Immel 1954
Phalangium opilio	8	+++	Gueutal 1943
	6		Naisse 1959
			Parisot 1962
Odiellus palpinalis	4	+++	Pfeifer 1956
Oligolophus tridens	5	+++	Naisse 1959
			Pfeifer 1956
			Parisot 1962
Liobunum rotundum	6	+++	Naisse 1959
Liobuninae	6		Pfeifer 1956
Phalangiinae	6		Pfeifer 1956

++++ = grande ; +++ = moyenne ; ++ = petite ; + = très petite.

Les résultats exposés montrent que le nombre de stades nymphaux varie de 4 à 6 selon l'espèce considérée, et que les développements comptant 5 et 6 nymphes sont les plus fréquents.

Si l'on considère l'ensemble des Opilions étudiés, le nombre de stades nymphaux ne dépend pas de la taille de l'adulte : par exemple, *Siro rubens*, *Scotolemon lespesi*, *Oligolophus tridens* et *Odiellus*

gallicus, qui couvrent toute l'échelle de taille des Opilions, ont le même nombre de nymphes, soit 5. Il y a peut être une exception dans la famille des *Trogulidae ; A. cambridgei*, espèce de petite taille, a, en effet, 4 nymphes, tandis que *T. nepaeformis* et *T. tricarinatus*, espèces plus grosses, en ont 5.

Le nombre de stades nymphaux n'est pas absolument fixe chez certaines espèces. Chez *I. luteipes* et *O. gallicus*, que j'ai élevés en très grand nombre, il y a le plus fréquemment respectivement 6 et 5 stades nymphaux, mais le développement s'accomplit parfois avec une nymphe en moins ; on obtient alors des adultes plus petits, mâles ou femelles. J'ai déjà signalé (1955) un fait analogue chez les Araignées, en particulier chez les mâles d'*Araneus umbraticus* ; certains effectuent une ou deux mues de moins que les autres et présentent corrélativement un moindre développement de certains caractères sexuels secondaires, liés à des allométries de croissance différentes dans les deux sexes. Il est à noter que chez les Opilions il n'y a pas en général de différence entre le nombre des stades post-embryonnaires selon le sexe, les deux sexes étant le plus souvent de taille voisine.

Le nombre de stades nymphaux attribués à *Phalangium opilio* diffère selon les auteurs. Ces résultats discordants proviennent peut-être du fait que les élevages n'ont pas été réalisés à la même température ; celle-ci était de 30° C dans les élevage de Gueutal, et égale à celle du laboratoire (peut-être 20° C) dans les autres cas. Cette interprétation demande, cependant, confirmation, car je n'ai rien observé de tel chez *O. gallicus*.

2. Caractères morphologiques des nymphes.

a) Première nymphe.

La première nymphe se différencie de la larve par des caractères communs à l'ensemble des nymphes des Opilions, et par des caractères propres à chaque groupe.

Parmi les caractères communs à toutes les nymphes, citons : l'absence de dent d'éclosion, l'apparition de chélicères fonctionnelles et de l'anus, l'acquisition d'une vie active au cours de laquelle l'animal se nourrit de proies.

Chez les Palpatores, la nymphe 1 se caractérise, de plus, par la présence d'un tubercule oculaire (*Phalangiidae, Nemastomatidae*) ou d'une ébauche de chaperon (*Trogulidae*) ; le tarse des pattes est pluri-articulé, et, chez les *Phalangiidae*, il existe de longs poils noirs qui remplacent les denticules larvaires des pédipalpes (fig. 26 *b*).

Chez les *Phalangodidae* étudiés, la nymphe 1 possède un tubercule oculaire ; elle se caractérise, de plus, par l'allongement considérable et la transformation de la griffe des pédipalpes, et par l'apparition de poils tuberculés sur les pédipalpes (fig. 27).

Chez *Siro rubens* la segmentation de la région postérieure du corps est achevée chez la première nymphe ; la *corona analis* est formée, la griffe du pédipalpe est devenue droite (fig. 29) ; les tarses des pédipalpes et des deux premières paires de pattes portent quelques solénidions baculiformes, et leur processus sensitif est bien formé (fig. 29) ; le caractère métamérique de la chétotaxie du corps a été estompé par l'apparition d'un grand nombre de poils.

b. Transformations des caractères morphologiques au cours de la période nymphale.

Les caractères morphologiques se modifient peu à peu d'une nymphe à la suivante pour aboutir après la dernière exuviation à ceux des adultes. L'étude complète de ces modifications permettrait, dans certains cas, de rapporter au moins les premières et les secondes nymphes à des espèces déterminées, et d'établir ainsi une systématique des nymphes, mais ceci est hors du but de ce travail. J'étudie les transformations de certains caractères morphologiques choisis parmi les plus intéressants.

1°) Modifications de la forme et de la taille des poils chez *Homalenotus quadridentatus.*

Les poils des *Phalangiidae* augmentent en nombre et en taille au cours du développement nymphal, sans que leur forme subisse, en général, de grosses modifications. Chez de nombreux *Sclerosomatinae,* par contre, les transformations de la forme des poils sont très importantes et méritent une étude détaillée.

Je choisis en exemple *H. quadridentatus,* et j'étudie les poils de la première patte, les transformations étant identiques sur toutes les pattes.

La première patte de la nymphe 1 (fig. 30 *a*) porte trois types de poils : 1) des poils de type A, dont la forme dérive de celle des poils classiques par exhaussement de leur embase et élargissement général ; ils sont disposés sur les articles, à l'exception du trochanter qui est glabre, selon cinq rangées, une dorsale, deux latéro-dorsales, deux latéro-ventrales ; 2) des poils de type B, petits, couchés, dirigés vers l'apex de l'appendice, et localisés à la face inférieure du métatarse et sur le tarse ; 3) des poils sensitifs de type S, localisés sur le tarse, légèrement courbés, obtus, homologues des solénidions des Cyphophthalmes (Rosas Costa 1950, Juberthie 1956*b*, 1958, 1960*c*, 1961*b*).

Les modifications des poils de type A par rapport aux poils de type classique sont, sur la patte de la première nymphe, de plus en plus intenses en allant du tarse au fémur, de la base à l'apex des articles, et de la face ventrale à la face dorsale. Il en résulte que les poils de ce type peuvent être classés en plusieurs catégories : les poils A1, peu différents des poils classiques, et présents sur le tarse et le métatarse ; les poils A2, plus gros, à embase plus large et plus haute, disposés en particulier sur la face dorsale du fémur, de

la patelle et du tibia ; les poils A3, très courts et gros, ressemblant à des épines tuberculées, situés à l'apex de la face dorsale du fémur et de la patelle.

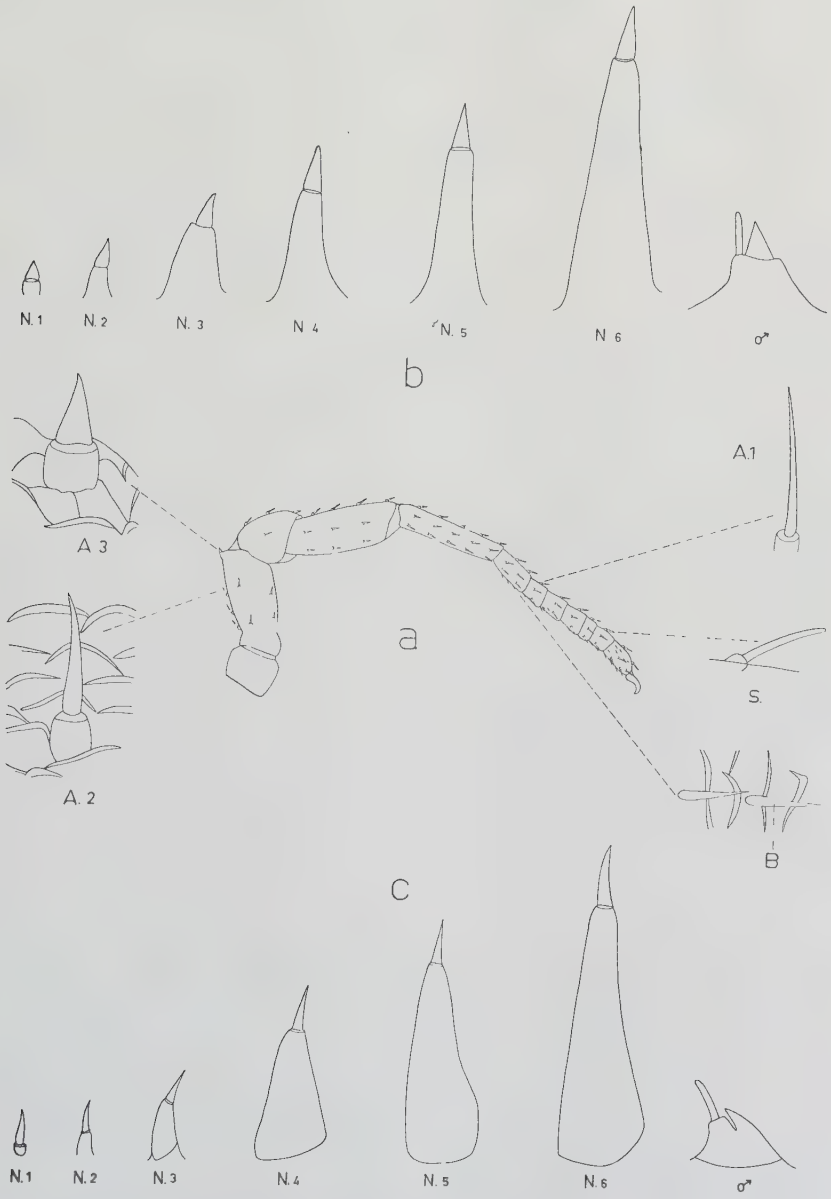


Fig. 30. — Transformation des poils chez *Homalenotus quadridentatus*. — *a*. Patte 1 de la nymphe 1. — *b*. Evolution d'un poil de type A3. — *c*. Evolution d'un poil de type A2 ; *A1, A2, A3*. = poils de type A1, A2, A3 ; *B*. = poils de type B ; *N1, N2*, etc... = première nymphe, deuxième nymphe etc... ; *S*. = solénidion.

Les poils A grandissent considérablement au cours du développement nymphal, jusqu'à la dernière nymphe. Leur croissance est relativement plus forte que celle de la patte ; la longueur de celle-ci quadruple de la nymphe 1 à la nymphe 6, tandis que celle du poil apico-dorsal du fémur (type A3), par exemple, est multipliée par 9 (fig. 30 *b*).

Le rapport de la taille du poil à celle de son embase se modifie profondément de la nymphe 1 à la nymphe 6. Un poil de type A2, par exemple (fig. 30 *c*), se transforme progressivement en un poil porté par un tubercule extrêmement haut et large ; le rapport $\frac{\text{longueur poil}}{\text{longueur tubercule}}$, qui est de $\frac{11}{4}$ à la nymphe 1 pour l'avant-dernier poil de la face dorsale du fémur, devient égal à $\frac{20}{85}$ à la nymphe 6 ; la longueur du poil a donc doublé, tandis que celle du tubercule a été multipliée par vingt environ.

La largeur des poils tuberculés augmente également ; celle du poil de type A2 précédemment étudié double de la nymphe 1 à la nymphe 6, et celle de son tubercule septuple.

La dernière nymphe est ainsi hérissée de poils tuberculés. La transformation des poils se fait dans un sens totalement différent à la dernière exuviation. Chez l'adulte, en effet, leur taille est réduite, et leur forme fortement modifiée. Le poil proprement dit, étudié précédemment, est 2 fois plus court, et son tubercule sept fois plus bas ($\frac{\text{l. p.}}{\text{l. t.}} = \frac{10}{12}$) ; le tubercule s'est élargi et porte d'une part le poil, et, d'autre part, un petit bâtonnet chitineux (fig. 30 *c*).

La forme des poils de type B et S, en revanche, ne se modifie pas au cours du développement.

L'augmentation de taille des poils et leurs transformations se produisent chez de nombreux *Sclerosomatinae*, mais leur réduction de taille et leur changement de forme à la dernière exuviation ne se produisent pas chez certaines espèces, par exemple, chez *Astrobunus kochi*.

2°) Caractères sexuels secondaires.

J'ai recherché les caractères sexuels secondaires, leur moment d'apparition et leur mode de différenciation, chez plusieurs espèces.

Les caractères sexuels secondaires sont très variés ; selon les groupes, ils portent sur la coloration ou la forme du corps, sur la forme de l'orifice ou du clapet génital, sur la constitution de la *corona analis*, sur la forme ou la soudure de certains tergites ; ils peuvent être portés par les articles de certains appendices (des chélicères, pédipalpes, pattes de la quatrième paire). Les caractères sexuels secondaires de quelques espèces sont résumés dans le tableau n° 7.

Les Laniatores tropicaux, en particulier les *Assamiidae*, les *Cosmetidae* et les *Gonyleptidae*, peuvent présenter d'autres caractères

TABLEAU N° 7.

Caractères sexuels secondaires.

Caractères sexuels secondaires	Cyphophthalmes			Laniatores			Palpatores					
	S.r.	P.r.	P.c.	S.l.	S.d.	P.cl.	I.s. I.l. I.p.	I.n. I.st.	M.p.	O.g.	L.r.	P.o.
Coloration du corps											+	+
Forme du corps										+	+	+
Forme de l'orifice génital	+	+	+									
Forme du clapet génital				+	+	+						
Corona analis	+	+										
Forme du tergite 8	+	+										
Soudure des tergites abdominaux								+				
Chélicères (article distal)									+	+		
Chélicères (article basal)							+	+	+			+
Pédipalpe (apophyse ou dents)										+		
Patte 4 (Trochanter)				+	+							
Patte 4 (Tarse)	+	+	+									

S.r. =*Siro rubens* ; P.r. = *Paramiopsalis ramulosus* ; P.c. = *Parasiro coiffaiti* ; S.l. = *Scotolemon lespesi* ; S.d. = *Scotolemon doriae* ; P.cl. = *Peltonychia clavigera* ; I.s., I.l., I.p., I.n., I.st. = *Ischyropsalis superba, luteipes, pyrenaea, nodifera, strandi* ; M.p. = *Mitostoma pyrenaeum* ; O.g. = *Odiellus gallicus* ; L.r. = *Liobunum rotundum* ; P.o. = *Phalangium opilio.*

sexuels secondaires que ceux des espèces que j'ai étudiées ; ils ont été analysés par Hansen et Soerensen (1904), Kaestner (1926, 1935*b*), Lawrence (1937), Šilhavy (1956), Cloudsley-Thompson (1958).

Les caractères sexuels des espèces étudiées commencent à s'ébaucher à la dernière nymphe, exceptionnellement à l'avant-dernière, et achèvent leur différenciation à la dernière mue. Les exemples ci-dessous illustrent la formation et l'aspect de trois caractères sexuels secondaires, parmi les plus typiques.

Chez *Siro rubens* la face dorsale du tarse 4 de la dernière nymphe mâle présente une boursouflure (fig. 31 *a*), tandis que celle de la dernière nymphe femelle est sensiblement rectiligne. Cette boursouflure se transforme à la dernière mue en une apophyse procurvée, prolongée par une épine infère (fig. 31 *b*). Près de l'extrémité de l'apophyse s'ouvre le canal de la glande tarsale, propre au mâle, qui occupe une grande partie du tarse.

Chez *Scotolemon doriae* la dernière nymphe des mâles présente une forte protubérance à l'extrémité de la face ventrale du trochanter de la patte IV (fig. 32 *a*). Cette protubérance se transforme à la dernière mue en une très longue apophyse fauve-rougeâtre, extrêmement caractéristique (fig. 32 *b*), dont l'extrémité est élargie et aplatie.

Chez *Odiellus gallicus* la dernière nymphe des mâles présente une très légère élevure près de la base de la face dorsale du doigt mobile des chélicères. Cette élevure se transforme chez l'adulte en une apophyse recourbée vers l'extérieur (fig. 33) ; la main de la chélicère des mâles est plus étroite que celle des femelles, et sa pilosité est plus forte ; sa face dorsale présente une arête longitudinale, et elle porte, face externe, quelques denticules noirâtres.

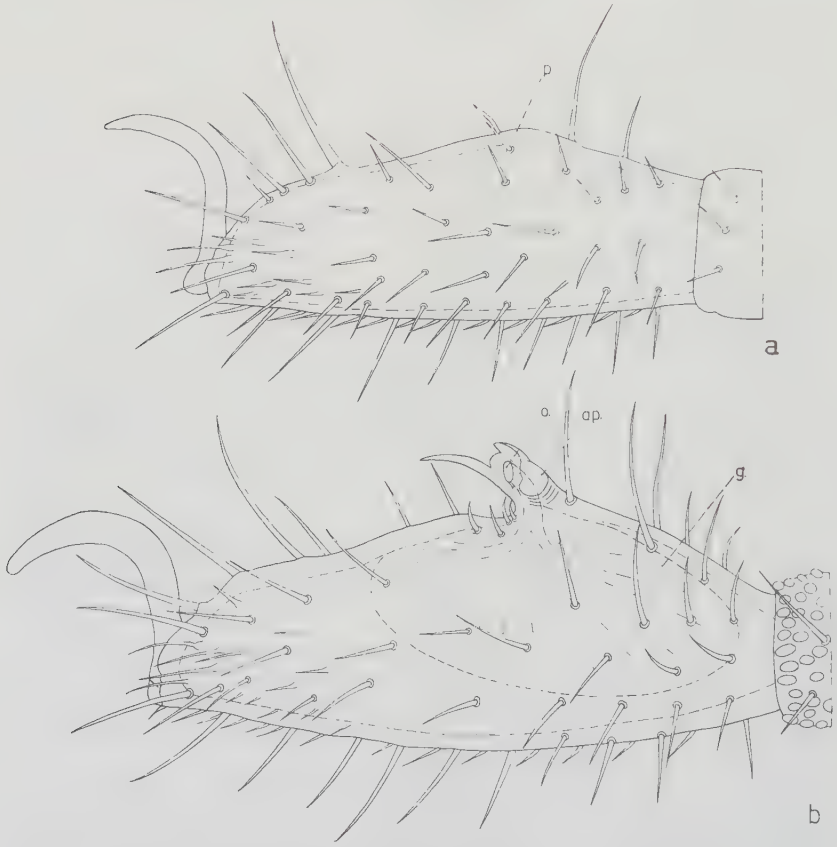


Fig. 31. — Formation du caractère sexuel secondaire du tarse de la patte 4 de *Siro rubens*. — *a*. Dernière nymphe. — *b*. Adulte ♂ ; *ap*. = apophyse ; *g*. = glande tarsale ; *o*. = orifice de la glande ; *p* = protubérance.

3. Comportement des animaux à l'exuviation.

Les Opilions Palpatores et Laniatores européens muent après s'être suspendus par les griffes à un support soit végétal (herbe, brin de mousse, brindille, morceau de bois, feuille), soit minéral (pierre, paroi rocheuse). Les modalités de l'exuviation ont été décrites de façon précise par Stipperger (1928) chez *Liobunum limbatum*

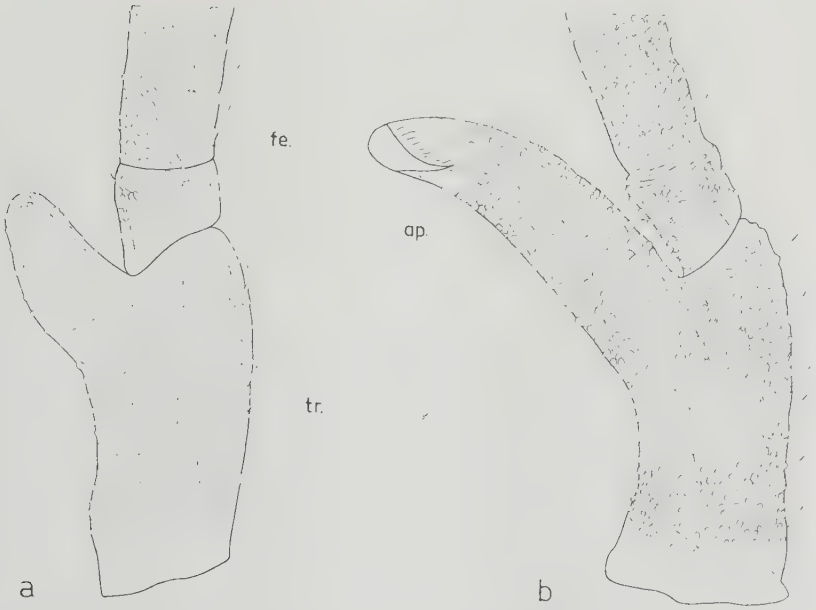


FIG. 32. — Formation du caractère sexuel secondaire du trochanter de la patte 4 ♂ de *Scotolemon doriae*. — *a*. Dernière nymphe. — *b*. Adulte ; *ap*. = apophyse ; *fe*. = fémur ; *tr*. = trochanter.

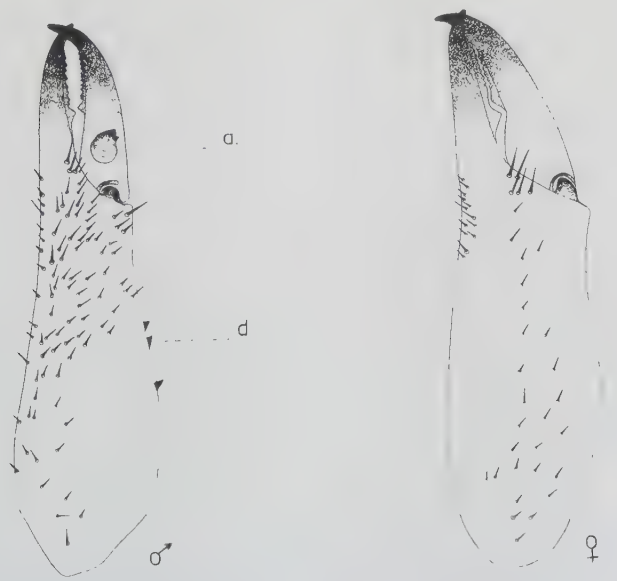


FIG. 33. — Caractères sexuels secondaires portés par la chélicère d'*Odiellus gallicus* ; *a*. = apophyse ; *d*. = denticules.

L.K. ; ces descriptions sont valables pour *Odiellus gallicus*, *Homalenotus quadridentatus* et les espèces du genre *Ischyropsalis*.

Les nymphes de *Siro rubens*, par contre, présentent un comportement rappelant celui qui a été observé chez beaucoup d'espèces endogées. Vers la fin du cycle d'intermue, l'animal creuse une logette dans la couche de terre argileuse compacte et aplanie qui recouvre le fond des boîtes d'élevage ; cette logette peut être simple ou double, régulière ou irrégulière, et son ouverture est fermée, sans soins particuliers, par les débris du creusement (fig. 34 *a*) ; l'animal s'y

Fig. 34. — *a*. Logette de *Siro rubens*. — *b*. Reste d'exuvie d'*Ischyropsalis luteipes* ; *e*. = exuvie.

enferme souvent plusieurs mois, mue, puis y abandonne son ancien tégument. Dans les boîtes d'élevage dont le fond est recouvert d'une couche de terre argileuse non compacte, renfermant de nombreux interstices et de nombreuses micro-cavités, les nymphes ne creusent pas de logettes, mais se réfugient simplement dans une des cavités. Le creusement d'une logette de mue est donc facultatif chez cette espèce.

Tous les *Phalangiidae* élevés jusqu'à ce jour abandonnent leur exuvie sans y toucher. Chez *Ischyropsalis luteipes*, *I. pyrenaea*, *I. nodifera*, et *I. superba* j'ai observé qu'il n'en est pas de même. L'animal qui vient de muer saisit son exuvie et la triture avec ses chélicères, en la maintenant contre son orifice buccal ; il semble, ainsi, absorber le liquide exuvial. Au bout de 4 à 6 heures, il abandonne ce qui reste de l'exuvie, c'est-à-dire une petite boule noirâtre, qui renferme, comprimés et dilacérés, la vieille cuticule, les poils, les griffes, et les doigts des chélicères (fig. 34 *b*).

4. Croissance relative des appendices.

J'ai étudié la croissance relative des appendices, afin de déterminer les étapes de croissance et de les comparer aux périodes du développement post-embryonnaire précédemment décrites d'après des critères morphologiques.

J'ai fait cette étude chez *Homalenotus quadridentatus* car la longueur du corps de cette espèce peut être prise comme longueur de référence du fait de la rigidité des téguments ; il n'en est pas de même, en effet, chez les autres *Phalangiidae*, ni chez les nymphes des *Ischyropsalidae* et des *Phalangodidae*, dont la longueur varie en fonction de la quantité de nourriture ingérée et de la teneur en eau de leur organisme.

La longueur du corps a été mesurée de la base du tubercule frontal et sagittal, au point médian de la face postérieure du corps. Les pattes étant montées entre lame et lamelle, face postérieure en dessus, j'ai mesuré séparément la longueur des articles, de l'articulation basale à l'articulation distale, et j'ai pris comme longueur de la patte la somme des longueurs des articles ; l'article distal des chélicères est mesuré de son articulation basale à l'extrémité du doigt fixe. Les mesures sont faites à la chambre claire, à l'aide d'échelles étalonnées avec un micromètre objectif. L'erreur relative sur la construction des échelles est inférieure à 1 %, et l'erreur relative lors de la lecture des mesures est au plus égal à 2 %, de sorte que l'erreur sur les mesures est au maximum de 3 %.

Dix à vingt individus sont mesurés à chaque stade, et les courbes sont construites en portant en abscisses les logarithmes de la longueur du corps et en ordonnées ceux de la longueur de la patte ; la pente des droites est déterminée graphiquement, et calculée selon la méthode de Teissier (1948) ; dans ce cas la pente de la droite est : $\alpha = \frac{\sigma y}{\sigma x}$; σy est l'écart quadratique moyen et σx la variance de x. L'écart-type de α est pris égal à $\sqrt{\frac{1 - r^2}{n-2}}$, r étant le coefficient de corrélation et n le nombre d'individus.

La figure représentative de la croissance de la patte 4 (fig. 35) met en évidence deux étapes de croissance chez les femelles, une étape larvaire et une étape nympho-imaginale, et trois étapes chez les mâles, une étape larvaire, une étape nymphale et une étape de puberté.

L'étape larvaire, identique dans les deux sexes, se caractérise par une très forte croissance relative : $\alpha = 4$, et α' (pente de la droite de Teissier) = 6,2, le coefficient de corrélation étant égal à 0,99 et le nombre d'individus à 20.

L'étape suivante se caractérise dans les deux sexes par une croissance minorante : $\alpha = 0{,}80$, α' (Teissier) = 0,81, $r = 0{,}99$, et $n = 60$. Une nouvelle relation d'allométrie s'établit donc avec une nette discontinuité entre l'étape larvaire et l'étape nymphale ou nympho-imaginale.

Cette relation d'allométrie semble subsister jusqu'à l'adulte chez les femelles, la pente de la droite (α') étant peu différente. Chez les mâles, en revanche, elle est remplacée à la dernière exuviation par une nouvelle relation dans laquelle $\alpha = 1{,}40$, α' (Teissier) = 1,43,

r étant égale à 0,99, et *n* à 30. L'allométrie de croissance de la patte 4 des mâles à l'étape de puberté, caractérisée au point de vue morphologique par l'apparition des caractères sexuels secondaires, redevient donc majorante.

Un dimorphisme s'établit donc entre les mâles et les femelles de cette espèce, à la dernière mue. L'analyse des chiffres montre que ce dimorphisme provient en réalité de la croissance moins forte de la longueur du corps (longueur de référence) chez les mâles que chez les femelles, la croissance des appendices étant identique dans les deux sexes.

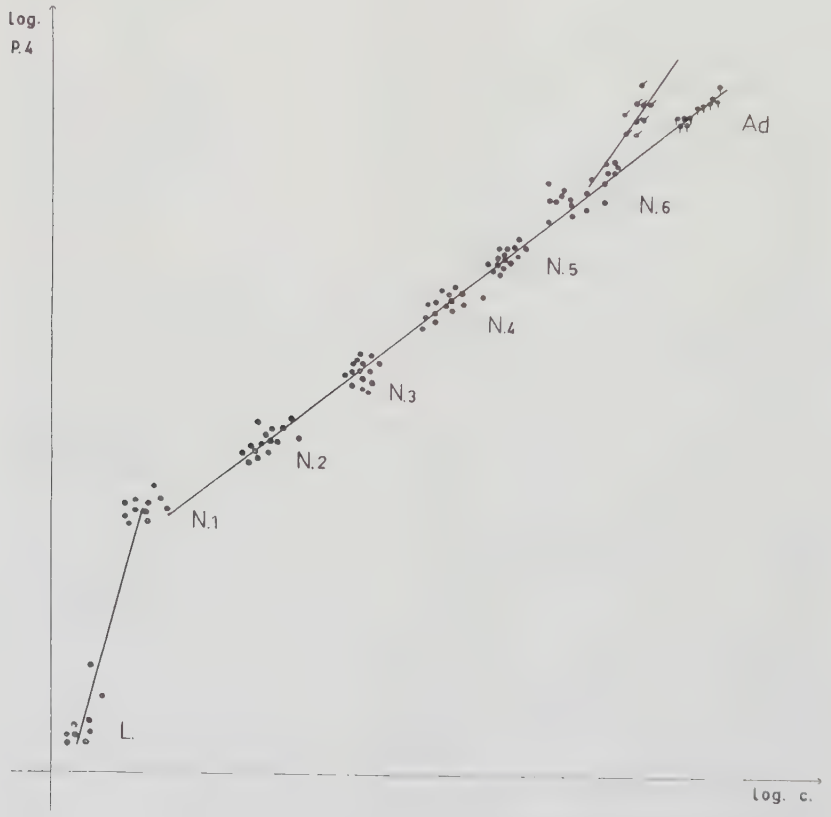


Fig. 35. — Croissance relative de la patte 4, d'*Homalenotus quadridentatus*. Explications dans le texte.

Des résultats semblables ont été obtenus pour toutes les pattes et pour le pédipalpe, ainsi que le montre le tableau n° 8.

J'ai fait quelques mesures chez les larves et les nymphes d'*Ischyropsalis luteipes* et d'*Odiellus gallicus*, en prenant comme longueur de référence la longueur du prosoma, un peu moins variable que celle du corps. Ces mesures ont confirmé l'existence d'une étape lar-

Tableau n° 8.

	Ped.	P. 1	P. 2	P. 3	P. 4
Etape larvaire.....	$\alpha = 2$	$\alpha = 3$	$\alpha = 5$	$\alpha = 3$	$\alpha = 4$
Etape nymphale.....	$\alpha = 0{,}80$	$\alpha = 0{,}90$	$\alpha = 0{,}80$	$\alpha = 0{,}70$	$\alpha = 0{,}80$
Etape de puberté (♂).	$\alpha = 1{,}00$	$\alpha = 1{,}30$	$\alpha = 1{,}30$	$\alpha = 1{,}80$	$\alpha = 1{,}40$

vaire semblable à celle d'*H. quadridentatus*. Il est vraisemblable que cette étape existe chez tous les *Phalangiidae* et tous les *Ischyropsalidae*, du fait de la ressemblance des larves des différentes espèces et des fortes modifications que présentent les nymphes. J'ai déjà décrit (1955), chez deux Araignées (*Teutana triangulosa* et *Tegenaria agrestis*), et retrouvé chez d'autres (*Tetragnatha extensa*, *Latrodectus tredecimgutattus*, *Argiope bruennicki*, non publié), une étape larvaire caractérisée par des allométries majorantes très fortes ($3 < \alpha < 10$).

En conclusion, à la période larvaire correspond au point de vue biométrique une étape larvaire, et à la période nymphale, une étape nympho-imaginale chez la femelle, et une étape nymphale suivie d'une étape de puberté chez le mâle.

RÉSUMÉ DE LA DEUXIÈME PARTIE.

Différents types de cycles vitaux ont été décrits chez les Opilions :

1. Cycle vital égal à 2 ans ou plus ; durée de vie adulte comprise entre 4 et 6 ans; reproduction chaque année... *Cyphophthalmi*

2. Cycle vital annuel ; durée de vie adulte de 18 mois à 3 ans ½ ; reproduction chaque année ..... *Phalangodidae*
Trogulidae
Nemastomatidae

3. Cycle vital annuel ou inférieur à un an ; durée de vie adulte de 6 à 10 mois environ ..... *Ischyropsalidae*
Sclerosomatinae

4. Cycle vital égal ou inférieur à 1 an, parfois strictement lié aux saisons ; durée de vie adulte de 2 à 4 mois environ.....
..... *Phalangiidae*
(*Sclerosomatinae* exclus)

La durée de vie adulte des espèces qui vivent dans le sol ou ses annexes, et qui sont souvent les plus primitives, est plus longue que

celle des espèces qui vivent dans les herbes et les strates plus aériennes de la végétation.

La spermatogenèse aboutit chez les Laniatores et les Palpatores à la formation de spermatozoïdes noyés dans le plasma séminal ; la présence d'un organe d'éjaculation, la finesse du canal éjaculateur et de son orifice, la présence chez les Palpatores d'un stylet au pénis, impliquent l'éjaculation de sperme libre. Il y a effectivement accouplement avec transmission de spermatozoïdes libres dans les voies génitales femelles.

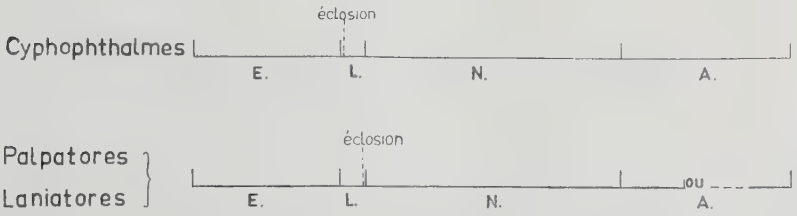
Chez les Cyphophthalmes, les spermatogonies évoluent dans deux voies différentes, les unes donnent des spermatozoïdes, les autres les cellules sécrétrices puis protectrices. La spermatogenèse aboutit à la formation de « boules spermatiques » qui renferment des spermatozoïdes au sein d'une substance sécrétée puis entourée par des cellules disposées en une couche périphérique. L'absence d'organe d'éjaculation, la largeur du canal éjaculateur et de son orifice, la présence de deux glandes annexes spéciales, semblent impliquer la transmission de ces boules au sein d'une masse liquide sécrétée par les glandes annexes, ou leur transmission à l'intérieur d'un véritable spermatophore sécrété par ces glandes.

Les pontes sont toujours déposées dans des endroits humides, soit dans le sol, dans des végétaux, ou dans des coquilles de Mollusques, soit sur un substrat minéral ou végétal. En général les espèces à ovipositeur long déposent leurs œufs dans un substrat, tandis que celles à ovipositeur court les déposent dessus. Les œufs sont isolés ou contigus, enveloppés individuellement ou en groupe dans du mucus ; leur chorion peut présenter des ornementations particulières ou être lisse.

La fécondité des espèces appartenant à des lignées anciennes, qui vivent dans le sol ou les mousses (Cyphophthalmes et Laniatores), est faible ; chaque ponte ne renferme qu'un œuf dans le cas général. Chez les Palpatores, les espèces muscicoles ont une fécondité un peu plus élevée, leurs œufs étant répartis en plusieurs pontes renfermant en moyenne moins de vingt œufs. Les espèces cavernicoles présentent une légère diminution de la fécondité (diminution du nombre de pontes, diminution du nombre d'œufs) et une légère augmentation du diamètre de ces derniers. Les *Phalangiidae* épigés présentent la plus forte fécondité.

Le développement embryonnaire, larvaire et nymphal a été étudié. Les phases du développement embryonnaire ont été définies, ses stades décrits, et sa chronologie a été établie à 11°5 C. L'étude de la période larvaire a montré que l'éclosion se situe chez les Cyphophthalmes dès que la larve est formée, la période larvaire est donc entièrement libre ; chez les Laniatores et les Palpatores, en revanche, elle a lieu quand la larve a effectué les processus préparatoires à la première mue dans l'œuf, et elle est presque immédiatement

suivie de la première exuviation. On trouve donc chez les Opilions l'ébauche d'un processus qui se rencontre chez tous les Arachnides et atteint son maximum d'intensité chez les Araignées. Le schéma ci-dessous résume les deux types de développement des Opilions (E., L., N., A. = période embryonnaire, larvaire, nymphale, adulte).



Le nombre de stades nymphaux, l'évolution de la forme du corps, des poils, et l'apparition des caractères sexuels secondaires ont été également étudiés.

Une étape de croissance larvaire, caractérisée par des allométries fortement majorantes, se superpose à la période larvaire ; à la période nymphale, se superpose une étape nymphale chez les femelles, et une étape nymphale suivie d'une étape de puberté chez les mâles.

TROISIÈME PARTIE.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DES ADULTES, PHYLOGÉNIE, ET MODE DE VIE.

Le développement post-embryonnaire aboutit à la formation d'adultes dont les caractères morphologiques sont très différents selon les espèces. Quelques-uns de ces caractères ont été considérés, chez certaines espèces, comme liés à des modes de vie particuliers. Je vais étudier et comparer ceux des espèces cavernicoles, endogées et muscicoles, afin de rechercher s'ils sont liés qualitativement ou quantitativement à ces modes de vie, ou s'ils correspondent à des manifestations phylétiques.

Chapitre I.

STRUCTURE ET RÉGRESSION DE L'APPAREIL VISUEL.

A. — Généralités.

Les Opilions possèdent en général deux yeux situés sur le prosoma. Ces yeux sont le plus souvent contigus sur la ligne médiane ; ils sont sessiles, ou portés par un tubercule droit ou incurvé, de hauteur variée, et plus ou moins antérieur. Ils sont parfois indépendants, situés plus ou moins latéralement sur le prosoma ou sur deux prolongements de celui-ci dirigés vers l'avant et formant un chaperon.

L'axe optique est le plus souvent dirigé latéro-dorsalement ; il peut être, de plus, dirigé un peu vers l'avant ou vers l'arrière, principalement chez les espèces dont les yeux sont indépendants ; il est parfois franchement latéral, et n'est dirigé vers l'arrière que chez certains *Soerensenellinae*.

Les yeux sont de taille très différente selon les espèces ; énormes chez les *Caddoinae* et les *Acropsopilionidae*, ils sont de taille moyenne ou assez petite chez la plupart des autres Opilions, et réduits ou même disparus chez quelques espèces.

Les yeux médians des Opilions, les seuls qui ont été étudiés, uniquement du reste chez les *Phalangiidae* (Purcell, 1892, 1894), sont directs. On sait qu'il y a chez les Arachnides des yeux directs et des yeux indirects, et que les yeux latéraux et les yeux médians sont parfois de type différent. On peut donc se demander si les yeux latéraux des Cyphophthalmes correspondent aux yeux médians des autres Opilions dont ils dériveraient alors par déplacement, ou s'ils en sont différents. Mello-Leitao (1944) pense, d'après des données paléontologiques, que la deuxième hypothèse est la plus probable. Le problème reste, cependant, posé tant que les yeux latéraux des Cyphophthalmes n'auront pas été étudiés ; il faut, en effet, remarquer que la position latérale des yeux ne présume en rien du type auquel ils appartiennent, de nombreuses études ayant montré la variabilité de leur structure chez les Arachnides (Millot, 1949). Par contre, si l'on se réfère aux observations de Goodnight C. et M. (1951) chez les espèces du genre *Stygnomma*, les yeux latéraux de certains *Phalangodidae* et *Gonyleptidae* dérivent, très vraisemblablement, des yeux médians. En effet, chez la plupart des espèces du genre *Stygnomma* les yeux sont très latéraux, mais chez *S. maya* Goodnight et Goodnight 1951 ils sont proches l'un de l'autre, et chez une espèce nouvelle non décrite ils sont même à la base d'un tubercule médio-dorsal.

B. – Principaux cas de régression de l'appareil visuel, d'après les données de la morphologie externe.

Les cas de régression de l'appareil visuel ne sont pas répartis au hasard chez les Opilions ; inexistants chez certaines familles, en particulier chez celles dont les espèces vivent dans les strates les plus épigées (*Phalangiidae*, par exemple), ils sont particulièrement fréquents dans d'autres familles (*Sironidae*, endogés ou cavernicoles, *Nemastomatidae*, *Ischyropsalidae*, *Phalangodidae*, *Travuniidae*, *Assamiidae*, cavernicoles, endogés, humicoles ou muscicoles). Les réductions de l'appareil visuel varient en nombre et en intensité selon les espèces et les familles ; il est donc nécessaire de les passer en revue avant d'entreprendre leur étude histologique.

1. Cyphophthalmes.

Les espèces du genre *Stylocellus*, qui vivent dans la litière des forêts de l'Insulinde, sont les seules à posséder des yeux. Chez *S. beccarii* (Thorell, 1882) par exemple (1), les yeux sont situés près de la base du bord antérieur des tubercules des glandes odorantes, et à deux fois leur diamètre, environ, du bord latéral du prosoma ; le cristallin, assez petit, est une lentille épaisse, disposée en biais

(1) Observations faites sur un exemplaire mâle du Muséum national d'Histoire naturelle.

dans le tégument, de sorte que l'axe optique est dirigé latéralement et vers l'avant. Toutes les autres espèces des pays tropicaux et tempérés, endogées ou cavernicoles, sont dépourvues d'yeux.

2. *Nemastomatidae.*

La plupart des espèces possèdent deux yeux noirs situés sur les faces latérales d'un petit tubercule médian, implanté près du bord frontal du prosoma. Une dizaine d'espèces, sur les 130 environ que renferme la famille, présentent des régressions de l'appareil visuel.

La premier stade de cette régression se traduit par la réduction de la taille du tubercule oculaire et la dépigmentation des yeux ; il s'observe chez *Mitostoma omalosum* Roewer 1951, vraisemblablement muscicole.

Le deuxième stade est marqué par la disparition des yeux, et par la persistance d'un tubercule oculaire rudimentaire ; il se rencontre chez trois espèces cavernicoles :

Nemastoma inops Packard 1886, de grottes du Kentucky ;
Nemastoma pallidimaculosum Goodnight et Goodnight 1945, de la Rock House Cave, Alabama ;
Buresiolla tunetanum Roewer 1951, de grottes de Tunisie.

Le troisième stade se caractérise par l'absence d'yeux et la disparition presque complète du tubercule oculaire, indiqué seulement par une très faible saillie. Ce cas est réalisé chez :

Buresiolla anophthalmum (Fage) 1946, d'une grotte de la Province de Bergame ;
Buresiolla abchasica Ljevouchkine et Starobogatov 1963, d'une grotte du Caucase ;
Buresiolla caecum (Grese 1911), d'une grotte de Crimée ;
Buresiolla sokolovi Ljevouchkine et Starobogatov 1963, de grottes du Caucase.

Le quatrième et dernier stade se caractérise par la disparition totale des yeux et du tubercule oculaire ; il est réalisé chez les espèces cavernicoles suivantes :

Buresiolla bureschi (Roewer 1926), de six grottes de Bulgarie ;
Buresiolla karamani (Hadži 1940), d'une grotte de Bosnie.

Il faut noter que certaines espèces récoltées à ce jour uniquement dans les grottes, mais en très petit nombre, possèdent un tubercule oculaire et des yeux pigmentés en noir. Il en est ainsi pour : *Nemastoma radewii* Roewer 1926, *Mitostoma silhavyi* Roewer 1951, *M. hadzii* Roewer 1951, *M. asturicum* Roewer 1951, *Crosbycus goodnighti* Roewer 1951, *C. pentelicus* Roewer 1951, *C. lengersdorfi* Roewer 1951, *C. speluncarum* Roewer 1951 et *C. cavernae* Roewer 1951. Il est cependant impossible d'affirmer que ces espèces ne vivent que dans les grottes, bien que cela soit vraisemblable pour certaines. Il est utile, en effet, de rappeler que *Mitostoma pyrenaeum* Simon 1879,

qui possède des yeux pigmentés en noir, était considérée comme strictement cavernicole jusqu'en 1956, date à laquelle j'ai montré que les mousses constituent son véritable biotope.

3. *Ischyropsalidae.*

La plupart des espèces possèdent deux yeux pigmentés en noir, paramédians, portés par un petit tubercule chez *Sabacon*, *Taracus* et *Tomicomerus*, faisant simplement saillie sur le tégument chez *Ischyropsalis* (fig. 37). Huit espèces, sur les soixante que renferme ce dernier genre, présentent des régressions plus ou moins poussées de l'appareil visuel.

Les yeux sont dépigmentés et le cristallin de taille réduite chez sept espèces, quatre sont connues de grottes, et trois ont été récoltées dans les mousses ou dans un biotope non précisé :

I. pentelica Roewer 1950, de la grotte du Pentélique, Grèce ;
I. goodnighti Roewer 1950, d'une grotte du Péloponèse ;
I. troglodytes Roewer 1950, de la grotte Topolia, Crête ;
I. ravasinii Hadži 1942, du Bus del Pal, Vénétie ;
I. nicaea Roewer 1950, mousses, près de Nice ;
I. corcyraea Roewer 1914, de Corfou ;
I. navarrensis Roewer 1950, de Navarre.

La régression du cristallin est pratiquement totale et celle du tubercule oculaire presque complète chez une seule espèce cavernicole : *I. strandi*.

4. *Phalangodidae.*

Des régressions de l'appareil visuel ne sont actuellement connues que chez les *Phalangodinae* et les *Lolinae*.

Les *Phalangodinae* ont, en général, deux yeux de taille moyenne, pigmentés en noir, portés par les faces latérales d'un mamelon médian, implanté dans la moitié antérieure du prosoma ou s'élevant directement sur son bord frontal (fig. 36 *a*).

Parmi les espèces du genre *Scotolemon*, *S. doriae*, endogée en Europe continentale, cavernicole en Sardaigne, est la seule à présenter une réduction de la taille du cristallin et une dépigmentation des yeux (fig. 36 *b*). *S. lucasi*, connue uniquement de grottes des Pyrénées, possède, en revanche, des yeux assez bien développés et pigmentés en noir.

En Amérique du Nord, un certain nombre d'espèces, toutes cavernicoles, sont anophthalmes tout en présentant un tubercule oculaire :

Banksula californica (Banks 1900),
Phalangodes armata Tellkampf 1844,
Phalangodes acanthina Crosby et Bishop 1924.
Texella mulaiki Goodnight et Goodnight 1942,
Goodnightiella distincta (Goodnight et Goodnight 1942).

Une espèce récoltée dans une termitière du Brésil est également anophthalme et pourvue d'un tubercule oculaire :

Caecobunus termitarum Roewer 1927.

Chez les *Lolinae*, *Lola insularis* Kratochvil 1937, seule espèce de la sous-famille, a été récoltée dans une grotte de l'île de Hvar dans l'Adriatique ; elle est anophthalme et présente un tubercule oculaire très bas.

5. *Travuniidae.*

Six espèces de cette famille possèdent des yeux de petite taille situés sur les faces latérales d'un mamelon médian ; parmi celles-ci, quelques-unes ne sont citées que de grottes : *Peltonychia leprieuri* (Lucas) 1860 du Buco del Orso, Province de Côme, *Peltonychia piochardi* (Simon) 1892 de la Cueva del Albia, Espagne, *Peltonychia tenuis* Roewer 1935 de la Martinova jama en Istrie, et *Kratochviliola parolinia* Roewer 1935 de la grotte Parolini dans le Trentin. De nouvelles recherches sur le biotope de ces espèces seraient, cependant, nécessaires, car je rappelle que j'ai trouvé en abondance dans les mousses *Peltonychia clavigera* qui n'était signalée que de grottes. Les onze autres espèces de cette famille présentent une disparition plus ou moins complète de l'appareil visuel.

Le premier stade de régression, dépigmentation des yeux et persistance du tubercule oculaire, est réalisé chez quatre espèces cavernicoles :

Peltonychia gabria Roewer 1935, de la Gabria jama près de Trieste ;

Hadziana postumicola Roewer 1935, de la grotte de Postojna, Slovénie ;

Abasola sarea Roewer 1935, de la grotte de Sare, Basses-Pyrénées ;

Kratochviliola navarica (Simon) 1879, de diverses grottes, Basses-Pyrénées, Aude, Hérault, Nord de l'Espagne.

Le deuxième stade de régression, disparition du cristallin et réduction de la hauteur du tubercule oculaire, est observé chez :

Dinaria vjetrenicae ♂ Hadži 1933, de la grotte Vjetrenica, Yougoslavie ;

Kratochviliola cavernicola Roewer 1935, de la grotte del Puint, Frioul ;

Le dernier stade de la régression des yeux, disparition du cristallin et du tubercule oculaire, s'observe chez les espèces cavernicoles suivantes :

Arbasus caecus (Simon) 1911, de grottes du Massif d'Arbas, Pyrénées ;

Abasola troglodytes (Roewer) 1915, de la grotte Durovic, Dalmatie ;

Abasola hofferi Šilhavy 1936, de la grotte Pohljuka gorna, Yougoslavie ;

Dinaria vjetrenicae ♀ (1) ;
Travunia anophthalma Absolon et Kratochvil 1932, de grottes de Dalmatie ;
Travunia jandai Kratochvil 1937, d'une grotte de Yougoslavie.

6. *Paralolidae.*

Paralola buresi Kratochvil 1958, de la grotte Temnata dupka (Bulgarie), pour laquelle la famille a été créée, est anophthalme et presque dépourvue de tubercule oculaire.

7. *Assamiidae.*

La plupart des espèces possèdent deux yeux pigmentés, portés par un tubercule médian parfois très large.

Sept espèces humicoles sont dépourvues d'yeux, mais présentent encore un tubercule oculaire plus ou moins bas :

Banconyx dentichelis Lawrence 1947, de Côte d'Ivoire ;
Typhlobunellus platypalpis Lawrence 1947, de Côte d'Ivoire ;
Typhloburista pusilla Lawrence 1947, de Côte d'Ivoire ;
Machadoessa inops Lawrence 1951, d'Angola ;
Irumua caeca Roewer 1961, du Congo ;
Sokodea caeca Roewer 1935, du Togo ;
Mandaria caeca Roewer 1935, du Cameroun ;

Une espèce cavernicole est dépourvue d'yeux, mais possède un tubercule oculaire :

Typhlobunus troglodytes Roewer 1915, de la grotte Shimoni, Afrique Orientale.

Il faut noter que certaines espèces, récoltées à ce jour uniquement dans des grottes de régions tropicales, présentent des yeux de taille normale et pigmentés, en particulier :

Kakontwea leleupi Roewer 1951, grotte d'Afrique tropicale ;
Lubudia leleupi Roewer 1951, grotte d'Afrique tropicale ;
Sijucavernicus kempi Roewer 1923, de la grotte Siju, Assam ;
Metassamia septemdentata Roewer 1923, de la grotte Siju, Assam.

8. *Triaenonychidae.*

Une espèce d'Afrique du Sud, *Speleomontia cavernicola* Lawrence 1931, de grottes de la montagne de la Table près du Cap, est anophthalme.

En conclusion, des régressions de l'appareil visuel, plus ou moins complètes, sont observées chez des espèces vivant dans divers milieux : mousses, humus, horizons inférieurs du sol, termitières, grottes. Le plus grand nombre de régressions et les régressions les

(1) Chez la femelle de *D. vjetrenicae,* la réduction du tubercule oculaire est plus poussée que chez le mâle.

plus poussées se rencontrent, cependant, chez les espèces cavernicoles dans le cas des *Nemastomatidae*, des *Ischyropsalidae*, des *Phalangodidae* et des *Travuniidae*, chez les espèces de l'humus des forêts tropicales dans le cas des *Assamiidae*, et chez les espèces endogées dans celui des Cyphophthalmes. Les résultats sont donc différents selon les familles ; on note, en particulier, que les régressions s'observent dans les pays tropicaux, principalement chez les *Assamiidae*, et non chez les *Phalangodidae*, cependant bien représentés ; chez ces derniers, par contre, les cas de régression oculaire sont nombreux chez les espèces de la zone tempérée.

Les constituants de l'œil, visibles de l'extérieur, pigment, cristallin et tubercule oculaire, ne régressent pas en même temps. La pigmentation disparaît en premier, tandis que le cristallin commence à diminuer de diamètre ; le cristallin régresse ensuite totalement, le tubercule oculaire commençant souvent à s'estomper ; le tubercule oculaire disparaît en dernier.

C. — Etude histologique de l'appareil visuel et des étapes de sa régression.

L'étude morphologique externe m'a permis de déceler les différents cas de régression de l'appareil visuel, mais une étude histologique est nécessaire pour préciser les modalités de cette régression et en déceler les premiers symptômes.

Il convient, en premier lieu, de rappeler la structure des yeux des Opilions épigés adultes. Cependant, la régression de l'appareil visuel ne s'étant pas faite à partir d'yeux de ce type, il est nécessaire d'entreprendre l'étude de la structure de l'appareil visuel chez des espèces, en général muscicoles, qui appartiennent à des lignées présentant des cas de régression. Les modifications de cette structure, chez les espèces dont les yeux sont de taille réduite, dépigmentés ou apparemment disparus, pourront ensuite être recherchées.

1. Morphologie interne des yeux d'un Opilion épigé.

La structure des yeux de quelques *Phalangiidae* est connue par les travaux de Purcell (1892, 1894). Je décris l'œil de l'espèce épigée la plus particulièrement étudiée dans ce travail, *Odiellus gallicus* (fig. 36 *a*). L'œil est constitué par :

— un système optique bien développé, formé d'un cristallin et d'un corps vitré ;

— un système sensitif, formé d'une rétine de laquelle part un nerf optique qui se rend aux centres optiques logés dans le cerveau.

Le cristallin, transparent, globuleux, a la forme d'une lentille sub-sphérique de 150 μ de diamètre environ ; il est environ six fois plus épais que la cuticule dont il dérive, et à laquelle il se raccorde sans solution de continuité.

Le corps vitré est appliqué contre la face interne du cristallin ; il est très développé et formé d'une couche de cellules transparentes, hautes et étroites, à petits noyaux basaux et ovoïdes ; ces cellules sont très hautes près de l'axe optique et mesurent alors 40 à 50 μ de hauteur, soit dix fois environ la hauteur des cellules de l'hypoderme dont elles dérivent. Les cellules les plus latérales du corps vitré, situées sous la zone de raccordement du cristallin et de la cuticule, sont bourrées d'un pigment noir dont le rôle est d'éliminer les rayons latéraux parasites.

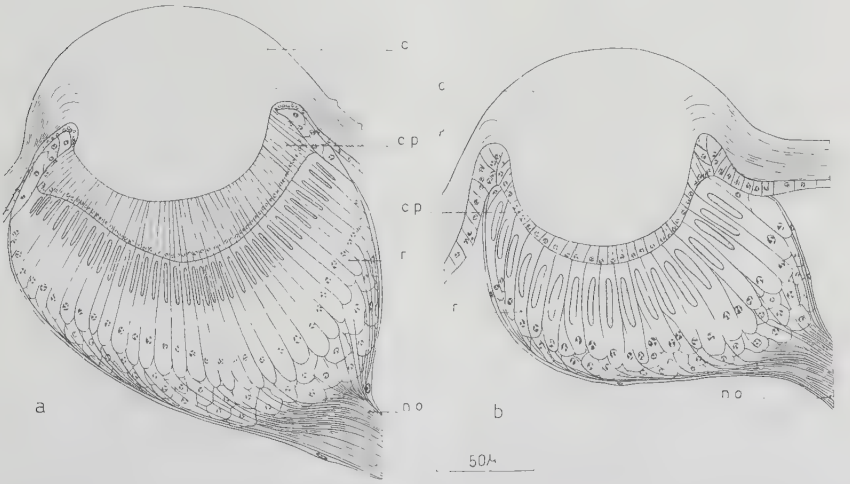


Fig. 36. — *a.* Schéma de l'œil d'*Odiellus gallicus*. — *b.* Schéma de l'œil d'*Ischyropsalis luteipes* ; *c.* = cristallin ; *c.p.* = corps vitré ; *n.o.* = nerf optique ; *r.* = rétine

La rétine, accolée à la face interne du corps vitré, mesure 250 μ de diamètre environ. Elle est formée de 3000 cellules visuelles environ. Chaque cellule, très haute et très étroite, renferme un noyau basal, et, dans sa région apicale, un petit bâtonnet ou rhabdomère dont l'une des extrémités est dirigée vers le cristallin. La lumière traverse donc en premier le rhabdomère, puis la plus grande partie de la cellule, avant d'atteindre le noyau ; cette disposition est typique des yeux directs des Arachnides. Les cellules visuelles sont groupées par quatre en une rétinule, dans laquelle trois cellules périphériques entourent une cellule centrale ; les quatre rhabdomères sont accolés et forment un rhabdome, dont la section transversale est une étoile à trois branches très courtes ; cette forme se retrouve chez *Liobunum blackwalli*. *Opilio parietinus* et *Oligolophus tridens*, c'est-à-dire chez les espèces dont le rapport entre l'épaisseur du corps vitré et l'épaisseur du cristallin est du même ordre que chez *O. gallicus*. Des cellules chargées de pigment noir sont disposées entre les cellules visuelles et à leur base, de sorte que la rétine apparaît presque entièrement noire sur le vivant. Une post-rétine cellulaire tapisse le fond de l'œil.

Les fibres nerveuses issues de la base des cellules visuelles se réunissent en un nerf optique volumineux, quittant l'œil près de la région axiale de la rétine, du côté interne ; les nerfs optiques des deux yeux se rejoignent, puis cheminent côte à côte dans un plan transversal en direction ventrale, et, après un chiasma, pénètrent indépendamment dans la partie dorsale du cerveau où ils gagnent les lobes optiques.

L'œil d'*O. gallicus* est donc bien développé ; les yeux de certains *Phalangiidae* épigés (*Phalangium, Platybunus*) le sont cependant davantage, leur corps vitré étant plus épais et le nombre de leurs rhabdomes plus élevé que chez *O. gallicus*.

2. Morphologie interne et régression de l'appareil visuel chez les *Ischyropsalis*.

Parmi les espèces muscicoles et muscicoles-cavernicoles qui possèdent un appareil visuel extérieurement bien développé, j'ai choisi d'étudier *I. luteipes*. J'ai étudié, ensuite, les yeux d'*I. pyrenaea* et d'*I. helwigii müllneri* dont le cristallin est plus petit que celui de l'espèce précédente, et j'ai, enfin, recherché l'importance de la régression de l'appareil visuel d'*I. strandi* dont le cristallin est pratiquement disparu.

a. Appareil visuel d'*Ischyropsalis luteipes* (fig. 36 *b* et 37 *a*).

Le cristallin est une lentille biconvexe de 180 à 200 µ de diamètre et de 140 µ d'épaisseur. Le corps vitré, peu développé, n'est guère plus épais que l'hypoderme ; ses cellules, cubiques ou aplaties, mesurent 6 à 15 µ de hauteur, et chacune renferme un gros noyau ; le cytoplasme des cellules latérales est bourré de grains de pigment noir. La rétine forme une calotte sub-sphérique pigmentée en noir, de 100 µ d'épaisseur environ, et renferme approximativement 1000 cellules visuelles d'assez grande taille. Les cellules visuelles possèdent un rhabdomère apical et un gros noyau basal, et semblent groupées par quatre comme chez les *Phalangiidae* ; la section transversale de chacun des rhabdomes ainsi constitués a la forme d'un bâtonnet, dont la surface est environ le double de celle d'un rhabdome d'*O. gallicus*. Le nerf optique quitte l'œil, face interne, et rejoint le cerveau après un trajet identique à celui qui a été décrit chez *O. gallicus*.

L'œil d'*Ischyropsalis luteipes* possède un cristallin aussi volumineux que celui d'*O. gallicus*, mais donne de moins bonnes images, à cause du très faible développement de son corps vitré et du petit nombre de ses rhabdomes ; la diminution du nombre des rhabdomes s'accompagne d'une augmentation de leur taille ; le même phénomène a déjà été observé chez les Insectes (Bernard, 1937).

b. Appareil visuel d'*I. pyrenaea* (fig. 37 *b*).

Chez cette espèce le cristallin est également biconvexe, mais son diamètre n'est que de 100 µ environ. Le corps vitré a le même aspect

que l'hypoderme, ses cellules étant en général plates ; il ne peut être considéré comme une formation différenciée améliorant les qualités optiques du cristallin. La rétine, pigmentée en noir sur le vivant, est formée de 400 cellules visuelles environ ; les cellules et les rhabdomes ont le même aspect que chez *I. luteipes*. L'œil d'*I. pyrenaea* diffère donc de celui d'*I. luteipes* par son cristallin de petite taille et le nombre réduit de ses cellules rétiniennes.

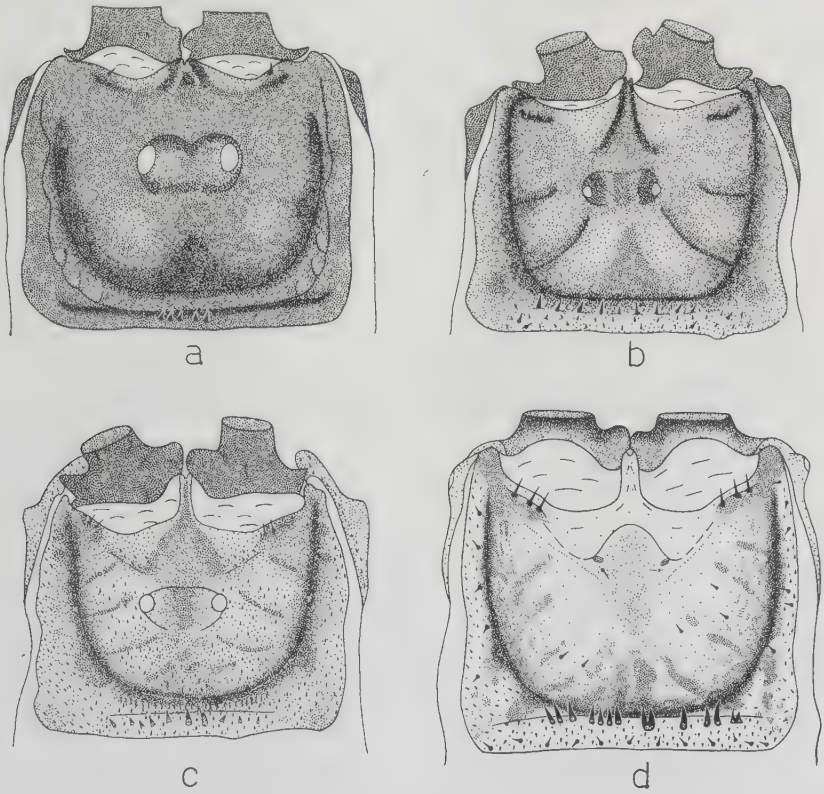


Fig. 37. — Aspect externe des yeux et du scutum céphalothoracique chez les *Ischyropsalis*. — *a. I. luteipes*. — *b. I. pyrenaea*. — *c. I. helwigii müllneri*. — *d. I. strandi*.

c. Appareil visuel de *I. helwigii müllneri* (fig. 37 *c*, 38 *a*).

L'œil de cette espèce diffère de celui des deux espèces précédentes principalement par la couleur de son pigment rétinien, qui n'est pas noir mais rouge foncé. Le cristallin, de 120 à 150 μ de diamètre et de 100 μ d'épaisseur environ, a une taille intermédiaire entre celles du cristallin d'*I. luteipes* et du cristallin d'*I. pyrenaea* ; le corps vitré ressemble à un hypoderme banal, la rétine renferme 300 cellules visuelles environ, semblables à celles d'*I. luteipes*.

La couleur plus claire du pigment rétinien peut être interprétée comme un stade de régression de l'appareil visuel, ainsi que le confirmera l'étude du mode de dépôt du pigment oculaire au cours du développement embryonnaire.

d. Appareil visuel d'*I. strandi* (fig. 37 *d* et 38 *b*).

Le mamelon oculaire est extrêmement bas et présente chez certains individus, de chaque côté ou d'un côté seulement, une petite élevure opaque ou une zone un peu plus claire que le tégument, de 20 μ de diamètre environ. Ces formations correspondent, sur coupes histologiques, à de très légers épaississements de la cuticule ; celle-ci atteint à ces endroits 20 μ d'épaisseur, tandis qu'elle mesure de 10 à 15 μ sur le reste du prosoma. Ces épaississements, sans limites nettes, se traduisent par un léger bombement de la face externe de la cuticule, tandis que sa face interne reste à peu près plane. Ces

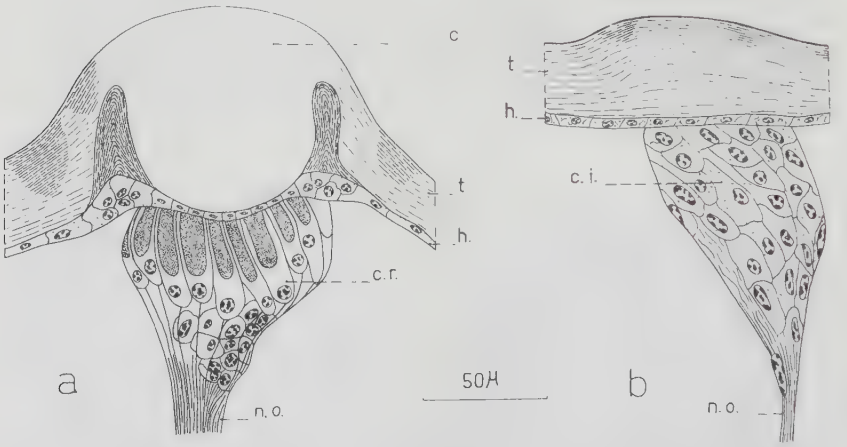


Fig. 38. — *a.* Schéma de l'œil d'*I. helwigii müllneri.* — *b.* Schéma de l'œil d'*I. strandi* ; *c.* = cristallin ; *c. i.* : cellules indifférenciées ; *c. r.* : cellules rétiniennes ; *h.* : = hypoderme ; *n. o.* = nerf optique ; *t.* = tégument.

formations correspondent à des restes de cristallin ne se différenciant pratiquement plus de la cuticule, et ayant perdu tout aspect fonctionnel.

A la face interne de ces formations, est appliqué un hypoderme banal et peu épais. Accolée à celui-ci, une petite masse cellulaire à peu près conique, de 30 μ de largeur et de 40 μ de hauteur environ, apigmentée, représente la partie rétinienne de l'œil. Les cellules qui la constituent ne sont pas différenciées en cellules visuelles ; elles sont hautes, ovoïdes ou irrégulières, et ne présentent pas de rhabdomères ; leur cytoplasme est dense, et renferme un petit noyau dont la chromatine est abondante. Des fibres nerveuses, issues de certaines cellules, se réunissent en un nerf optique extrêmement ténu qui se rend aux lobes optiques.

L'étude histologique confirme donc la régression pratiquement complète du cristallin et du corps vitré, mais montre que la rétine subsiste sous la forme d'un petit massif de cellules indifférenciées, dont certaines sont reliées aux lobes optiques. L'œil ainsi constitué ne paraît pas fonctionnel, et semble arrêté à un stade précoce de son développement embryonnaire.

En conclusion, dans le genre *Ischyropsalis*, les yeux les mieux constitués, observés chez les espèces muscicoles et muscicoles-cavernicoles, sont moins perfectionnés que ceux des *Phalangiidae* épigés.

La régression de l'appareil visuel s'est effectuée à partir de ce type d'œil assez peu perfectionné. Quelques étapes de cette régression ont pu être retracées ; le corps vitré est le premier à ne plus se différencier ; la taille du cristallin et le nombre des cellules visuelles se réduisent ensuite, l'œil étant normalement pigmenté en noir (*I. pyrenaea*) ou ne présentant plus qu'un pigment rouge foncé (*I. helwigii müllneri*) ; le cristallin enfin ne se différencie plus, les cellules visuelles restent indifférenciées, et le pigment ne se dépose pas, (*I. strandi*) ; le stade ultime de régression, avec disparition des cellules visuelles et du nerf optique, n'est pas connu dans ce genre, mais toutes les espèces anophthalmes n'ont pas été étudiées.

3. Morphologie interne et régression de l'appareil visuel dans le genre *Scotolemon*.

a. Les yeux de *Scotolemon lespesi* (fig. 39 *a*) semblent relativement bien développés par rapport à la taille de l'animal.

L'étude histologique montre que le cristallin est une lentille subsphérique de 70 μ de diamètre (fig. 40 *a*), dont l'épaisseur maximum, 60 μ environ, est le triple de celle de la cuticule.

La face interne du cristallin est tapissée d'une couche cellulaire identique à l'hypoderme, correspondant à un corps vitré non différencié ; les cellules de cette formation sont plates, et renferment des noyaux petits, aplatis, à chromatine dense.

La rétine renferme une cinquantaine de rhabdomes, gros et courts, situés dans la partie distale des cellules visuelles comme chez les espèces précédemment étudiées. Un pigment noir masque la partie basale des cellules et s'insinue entre les rhabdomes. Une post-rétine cellulaire relativement développée tapisse le fond de l'œil.

Le nerf optique quitte l'œil, face interne, rejoint le cerveau, face dorsale, et gagne les lobes optiques.

Les yeux de *S. lespesi* sont donc en fait peu développés ; le cristallin est, certes, relativement volumineux, mais le corps vitré n'est pas différencié, et le nombre des rhabdomes est très peu élevé.

b. Les yeux de *S. doriae* sont petits et dépigmentés (fig. 39 *b* et 40 *b*). Le cristallin mesure 30 μ de diamètre environ, et fait saillie

sur le tégument ; il n'est pas biconvexe, mais a la forme d'un verre de montre d'épaisseur semblable à celle de la cuticule, soit 15 à 16 µ. Un hypoderme banal, extrêmement plat, tapisse la face interne du cristallin. La rétine est réduite à un cylindre étroit d'une vingtaine de microns de largeur, enchâssé dans la cuticule ; elle est le plus souvent composée d'une part, de 16 cellules visuelles de 20 µ de hauteur et de 4 µ de largeur, présentant un rhabdomère apical et un gros noyau basal, et, d'autre part, d'un nombre équivalent de

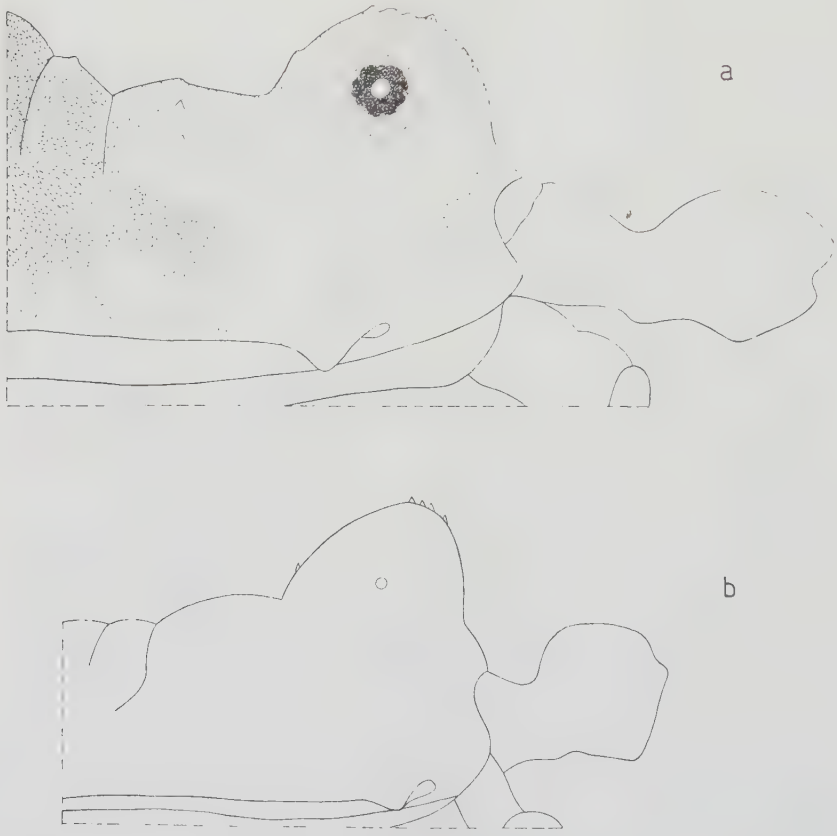


Fig. 39. — Aspect de l'appareil visuel chez *Scotolemon*. — *a. S. lespesi*. — *b. S. doriae*.

cellules indifférenciées, de forme irrégulière, pourvues d'un petit noyau. Le nerf optique, très grêle, quitte l'œil près de son axe optique, et rejoint le cerveau, face dorsale.

En conclusion, chez les *Phalangodidae* comme chez les *Ischyropsalidae,* les yeux des espèces muscicoles sont bien moins développés que ceux des *Phalangiidae* épigés. La régression de l'appareil ocu-

laire est marquée, chez *S. doriae*, par la diminution de la taille du cristallin et la perte de sa forme biconvexe, par la réduction importante du nombre des cellules visuelles, et par l'absence de pigment oculaire.

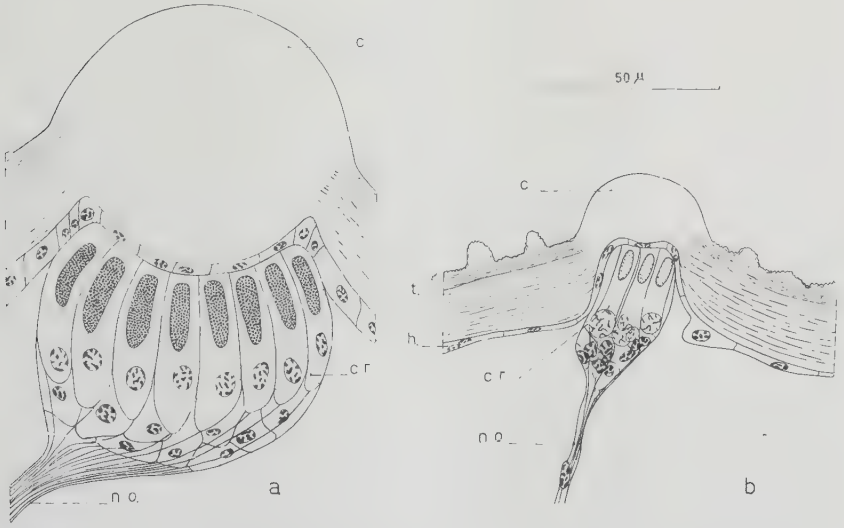


Fig. 40. — Schéma de l'œil de *Scotolemon*. — *a. S. lespesi*. — *b. S. doriae* ; *c.* = cristallin ; *c. r.* = cellules rétiniennes ; *h.* = hypoderme ; *n. o.* = nerf optique ; *t.* = tégument.

4. Régression totale de l'appareil visuel chez les *Sironinae*.

L'étude histologique de *Siro rubens*, de *Siro duricorius* et de *Parasiro coiffaiti*, confirme les observations faites à la loupe binoculaire concluant à la disparition des deux yeux latéraux (1). A leur emplacement présumé, il n'y a aucune trace ni de cristallin, ni de rétine. Chez *Siro rubens* je n'ai pas trouvé trace des nerfs optiques.

D. — Données histologiques sur le développement des yeux.

De l'étude des yeux des animaux adultes, il semble résulter que les régressions observées proviennent principalement d'arrêts de développement des constituants de l'œil.

---

(1) Janczyck 1956 attribue deux yeux à *Siro duricorius*, situés à l'extrémité des tubercules des glandes odorantes. Hansen et Soerensen ont démontré dès 1904 que ces prétendus yeux, qui ont valu le nom de Cyphophthalmes à ce sous-ordre, sont en réalité les orifices des glandes odorantes, ce que j'ai confirmé (1961*c* et *d*) lors d'une étude histologique de ces glandes.

Je n'ai pu confirmer cette interprétation en ce qui concerne la régression du cristallin et des cellules visuelles, faute d'embryons d'*I. strandi* prêts à éclore. J'ai pu étudier et comparer, en revanche, le développement du cristallin, du corps vitré, et de la pigmentation d'*Odiellus gallicus* et d'*Ischyropsalis luteipes*.

Aux derniers stades de la phase d'organogenèse larvaire, la rétine et le corps vitré d'*O. gallicus* et d'*I. luteipes* sont différenciés et mesurent respectivement, 50-60 µ et 20 µ d'épaisseur chez la première espèce, et 35-40 µ et 10-12 µ chez la seconde ; le cristallin en revanche, n'est pas encore formé.

Chez la larve venant d'éclore, l'œil de la nymphe est formé sous la cuticule larvaire (Pl. I, 3) ; le corps vitré et la rétine ont la même épaisseur qu'aux stades précédents, et le cristallin mesure 35 µ d'épaisseur chez *O. gallicus* et 25 µ chez *I. luteipes*, soit un peu moins que chez la première nymphe, après l'exuviation.

Au cours du développement post-embryonnaire l'épaisseur du cristallin d'*O. gallicus*, de 50 µ à 60 µ chez la première nymphe, augmente progressivement et atteint 150 µ chez l'adulte ; le cristallin d'*I. luteipes* mesure seulement 35-40 µ environ chez la première nymphe, mais atteint chez l'adulte presque la même valeur que chez *O. gallicus*. L'épaisseur du corps vitré d'*O. gallicus* passe progressivement de 25 µ chez la première nymphe à 50 µ chez l'adulte, tandis que chez *I. luteipes* il mesure seulement 10 µ chez la nymphe 1, augmente légèrement d'épaisseur à la nymphe 2 (15 µ), puis à la nymphe 3 (20 µ) ; il diminue ensuite au stade subadulte (10 à 15 µ), et ne mesure que 6 à 15 µ chez l'adulte. Chez la première nymphe le rapport de l'épaisseur du corps vitré et du cristallin est donc égal à 1/2 chez *O. gallicus*, tandis qu'il n'est que de 1/4 chez *I. luteipes*.

La différence d'épaisseur du corps vitré d'*O. gallicus* et d'*I. luteipes* commence donc à se manifester avant la période larvaire, c'est-à-dire au cours de la formation de l'œil pendant la phase d'organogenèse larvaire. Cette différence résulte d'un ralentissement précoce de la croissance en épaisseur des cellules du corps vitré d'*I. luteipes ;* elle s'accentue au cours du développement nymphal, car la croissance en épaisseur du corps vitré est, au début de ce développement, plus faible chez *I. luteipes* que chez *O. gallicus*, et ensuite l'épaisseur du corps vitré d'*I. luteipes* diminue.

La pigmentation des yeux se fait en deux temps au cours de la phase d'organogenèse larvaire. Un premier pigment, rose chez *O. gallicus*, jaune-orangé ou rouge brun chez les *Ischyropsalis*, se dépose dès les premiers stades ; un second pigment, noir, se dépose au cours des derniers stades et masque le premier. La présence de pigment rouge-brun chez *I. helwigii müllneri* résulte donc d'un arrêt de la pigmentation au stade pigment rouge.

E. — Conclusions.

Les espèces muscicoles des lignées renfermant des espèces dont l'appareil visuel est réduit ont des yeux moins perfectionnés que

les *Phalangiidae* vivant dans les herbes. Les régressions sont apparues à partir d'yeux de ce type.

Les régressions semblent principalement résulter de l'arrêt de la différenciation et du ralentissement de la croissance pendant la dernière phase du développement embryonnaire.

Les arrêts de développement des différents constituants de l'œil ne sont pas parfaitement synchrones. La non-différenciation du système optique commence avant celle du système sensitif ; parmi les constituants du système optique, le corps vitré cesse de se différencier avant le cristallin. Cette désynchronisation est à rapprocher de celle qui a été mise en évidence chez les Insectes par Bernard (1937).

La formation du pigment oculaire est étroitement liée au métabolisme respiratoire, ainsi qu'il ressort des travaux sur les ommochromes (Butenandt 1957, Karlson et Wecker 1955, Heller et Szarkowska 1956, Gilmour 1961). Certains facteurs qui bloquent ou abaissent le métabolisme respiratoire, bloquent ou abaissent le taux de synthèse des ommochromes chez certains animaux favorables aux expériences (Wolsky, 1950, 1962) ; chez ces animaux le pigment noir ne se formant pas, les yeux restent au stade pigment rouge. On peut donc émettre l'hypothèse, bien que la nature chimique du pigment oculaire des Opilions ne soit pas connue, que la non-formation du pigment noir chez *I. helwigii* est liée à une diminution du métabolisme respiratoire. Fait important, cette diminution du métabolisme respiratoire ne serait pas à rechercher chez les nymphes ou chez les adultes, mais aux stades embryonnaires pendant lesquels la plus grande partie du pigment noir se dépose (stades finaux de la phase V). Des expériences sont en cours chez les Opilions épigés et troglophiles pour rechercher les conséquences, sur la formation du pigment oculaire, d'un blocage du métabolisme respiratoire pendant des stades déterminés du développement embryonnaire.

Chapitre II.

ALLONGEMENT DES APPENDICES CHEZ LES OPILIONS.

Selon une constatation classique, les espèces qui vivent dans les grottes ont souvent des appendices plus longs que les espèces épigées voisines. Or, chez les Opilions, il est bien connu que les Faucheurs proprement dit, c'est-à-dire certains *Phalangiidae*, ont des appendices extrêmement longs ; il ne peut donc être question de comparer la longueur des appendices des espèces cavernicoles à celle des *Phalangiidae*. La longueur des appendices, du reste, varie considérablement d'une famille à l'autre ; il y a ainsi différents types d'appendices, parfois liés à des caractères morphologiques

particuliers, qu'il est nécessaire de décrire. Cette étude permettra de déterminer dans chaque cas s'il y a ou non allongement des appendices, notamment chez les espèces cavernicoles, et de rechercher si cet allongement est en relation avec un mode de vie particulier, ou s'il correspond à une orthogenèse dont les cas extrêmes seraient observés dans les grottes ou dans d'autres milieux.

A. — Types d'appendices locomoteurs et longueur relative de ces appendices.

Les appendices locomoteurs des Opilions sont tous constitués des articles suivants : hanche, trochanter, fémur, patelle, tibia et tarse. Ils diffèrent, cependant, par certains caractères morphologiques, et par leur longueur absolue ou relative. Je ne décris que les types se rapportant à des familles dans lesquelles j'ai pu étudier l'allongement des appendices.

Chez les Cyphophthalmes, la patte se caractérise par sa faible longueur, par son tarse uniarticulé (exception faite du tarse de la patte 4 des mâles de quelques espèces, qui est biarticulé), par sa griffe unique. Chez un mâle de *Siro rubens*, par exemple, le rapport de la longueur de la patte 4 à celle du corps est égal à 1,06 ($\frac{1{,}65 \text{ mm}}{1{,}55 \text{ mm}}$), et chez un mâle de *Parasiro coiffaiti*, ce rapport est de 0,85.

Chez les *Phalangodidae* européens, les pattes sont de longueur moyenne, le tarse des pattes 3 et 4 porte un prétarse et 2 griffes, celui des pattes 1 et 2 porte une seule griffe ; le tarse est subdivisé en 3, 4 ou 5 faux articles chez les espèces du genre *Scotolemon*. Chez *S. lespesi* le rapport précédemment défini est égal à 1,60, et chez *S. doriae* à 2,25. Les pattes sont souvent longues, et le nombre de faux articles élevé, chez les espèces tropicales.

Chez les Palpatores, on observe tous les intermédiaires entre des appendices courts à tarses peu subdivisés et des appendices extrêmement longs dont les tarses présentent un nombre très élevé de faux articles. Les tarses portent toujours une seule griffe.

Les appendices sont courts chez les *Trogulidae* ; chez *Trogulus nepaeformis* le rapport précédent est égal à 1,1, et le tarse de la patte 4 est triarticulé.

Chez les *Ischyropsalidae*, les pattes sont en général longues ; leur tarse est subdivisé en un nombre assez élevé de faux articles, et dans certains genres, de fausses articulations apparaissent sur le fémur. Chez les mâles d'*Ischyropsalis luteipes*, récoltés à Touasse-Peyrou, par exemple, le rapport précédent est égal à 3,40, et le tarse de la patte 4 possède de 18 à 20 faux articles.

Chez les *Nemastomatidae*, les pattes sont de longueur très variée ainsi que le montre le tableau n° 10 ; le nombre de faux articles des tarses est élevé, et, le fémur, le tibia et le métatarse présentent le plus souvent de fausses articulations.

Chez les *Phalangiidae*, je rappelle que les pattes sont particulièrement longues chez certaines espèces, en particulier chez celles du

genre *Liobunum*. Chez *Odiellus gallicus* le rapport précédent n'est pas exceptionnellement grand puisqu'il est égal à 2,20, ce qui provient en partie du fait que la métatarse est particulièrement court ; le nombre des faux articles au tarse des pattes 4 varie de 26 à 29. Chez *Homalenotus quadridentatus* le rapport précédent est égal à 2,40, et le tarse de la patte 4 présente 11 faux articles.

La longueur des appendices et le nombre de faux articles des tarses varient donc selon la position phylétique des espèces. Ils varient également selon le mode de vie des animaux, puisque ce dernier est en partie lié à leur position phylétique ; les espèces qui vivent dans le sol (*Sironidae, Trogulidae*) ont, en effet, les appendices plus courts et les tarses moins subdivisés que celles qui vivent dans les mousses et dans les herbes (*Ischyropsalidae, Nemastomatidae, Phalangiidae*). D'après Kaestner (1935*b*), le très grand nombre de faux articles des tarses des *Phalangiidae* serait une spécialisation liée à la marche dans une végétation herbacée, les tarses s'enroulant autour des tiges.

B. — Longueur des appendices chez les espèces cavernicoles.

1. Allongement des appendices chez les *Sironidae*.

D'après Hadži (1933) et Kratochvil (1937*a*, 1940), les espèces du genre *Siro* qui vivent dans les grottes, à l'exception de *S. minutus* de petite taille, possèdent des pattes plus longues que celles de l'espèce endogée la plus voisine, *S. duricorius*. Kratochvil a, de plus, décrit d'une grotte de Bulgarie, *Tranteeva paradoxa*, espèce pourvue d'appendices exceptionnellement longs pour un Cyphophthalme.

La longueur absolue des appendices n'est, cependant, pas suffisante pour permettre des comparaisons entre espèces dont la longueur du corps est différente. Il est, en effet, nécessaire de comparer les rapports de la longueur des appendices à celle du corps ; les résultats numériques relatifs à la plupart des espèces européennes sont portés dans le tableau n° 9.

Tableau n° 9.

Espèce		Long. corps en mm.	Long. Ped. en mm.	Long. P1 en mm.	Long. P2 en mm.	Long. P3 en mm.	Long. P4 en mm.
Siro duricorius	♂	1,80	1,26	1,91	1,72	1,48	1,80
Siro duricorius corfuanus	♂	1,65		1,51	1,31	1,18	1,40
Siro minutus	♂	1,50	1,30	1,80	1,55	1,31	1,52
Siro noctiphilus	♂	1,69	1,49	2,00	1,70	1,42	1,65
Siro teyrovski	♂	1,93		2,32	1,88	1,61	2,08
Siro gjorgjevici	♂	2,15		2,66	2,22	2,09	2,65
Siro silhavyi	♂	2,45	2,30	3,18	2,60	2,50	2,78
Siro carpaticus	♂	1,53	1,44	2,09	1,84	1,70	1,99
Siro rubens	♂	1,55	1,18	1,73	1,65	1,30	1,65
Parasiro coiffaiti	♂	1,52	0,92	1,58	1,30	1,12	1,30
Odontosiro lusitanicus....	♂	1,36	0,89	1,50	1,09	0,79	1,04
Tranteeva paradoxa	♂	2,06	2,50	3,51	4,06	3,16	3,44

La longueur de la patte 1 en fonction de la longueur du corps est portée en coordonnées logarithmiques, figure 41. Ces données mettent clairement en évidence les phénomènes suivants :

— la longueur relative des pattes des espèces cavernicoles est légèrement supérieure à celle de *S. duricorius* et de sa sous-espèce de Corfou, mais identique à celle de *S. rubens*, et inférieure à celle

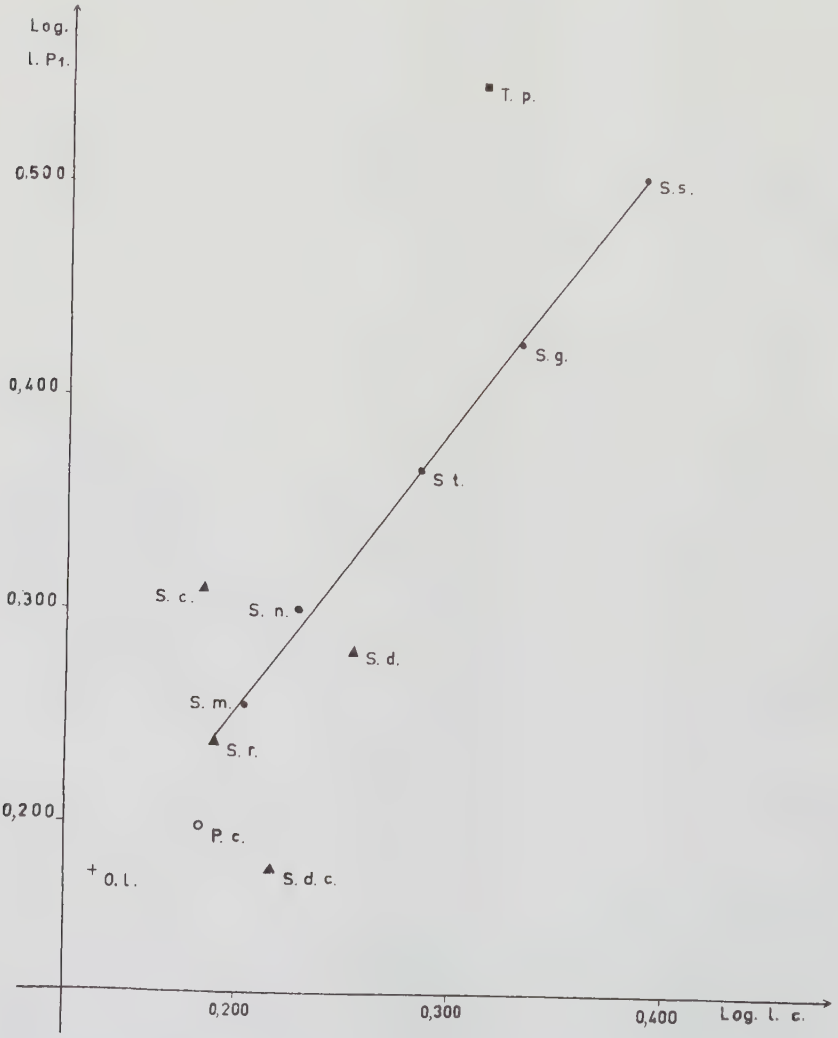


FIG. 41. — Longueur de la patte 1 en fonction de la longueur du corps ; *O. l.* = *Odontosiro lusitanicus*; *P. c.* = *Parasiro coiffaiti* ; *S. c.* = *Siro carpaticus* ; *S. d.* = *S. duricorius* ; *S. d. c.* = *Siro duricorius corfuanus* ; *S. g.* = *S. gjorgjevici* ; *S. m.* = *S. minutus* ; *S. n.* = *S. noctiphilus* ; *S. r.* = *S. rubens* ; *S. s.* = *S. silhavyi* ; *S. t.* = *S. teyrovskyi* ; *T. p.* = *Tranteeva paradoxa*.

de *S. carpaticus* ; il n'y a donc pas allongement relatif des appendices chez les espèces cavernicoles du genre *Siro* par rapport aux espèces endogées ;

— chez toutes les espèces cavernicoles du genre *Siro* les appendices locomoteurs ont, de plus, la même longueur relative ; la droite que l'on peut tracer en joignant les points représentatifs des différentes espèces a, en effet, une pente égale à 1 ; parmi ces espèces, il n'y en a donc aucune qui présente un allongement particulier ;

— la longueur relative des appendices est, par contre, chez *Tranteeva paradoxa*, bien supérieure à celle de toutes les autres espèces citées dans le tableau n° 9 et même à celle de tous les *Sironinae* endogés connus ; cet allongement exceptionnellement intense se fait par augmentation de la longueur des articles sans subdivision du tarse.

En conclusion, Tranteeva paradoxa est la seule espèce européenne cavernicole à présenter un très net allongement relatif des appendices par rapport aux autres espèces endogées ou cavernicoles.

2. Allongement des appendices chez les *Ischyropsalidae*.

La longueur des pattes et la longueur du corps de 28 espèces du genre *Ischyropsalis* sont portées sur le tableau n° 10, de même que la longueur du céphalothorax des espèces en ma possession, mesurée du bord frontal au bord postérieur chitinisé du dernier tergite thoracique.

De la comparaison de ces mesures, il résulte que les espèces qui vivent dans les grottes et qui présentent des régressions de l'appareil visuel ont des pattes de toutes tailles, tant en valeur absolue qu'en valeur relative ; ces pattes sont courtes (*I. pentelica*), longues ou très longues (*I. troglodytes, I. pyrenaea, I. ravasinii, I. strandi, I. goodnighti, I. corcyraea, I. helwigii müllneri*) ; les formes à appendices longs sont, cependant, les plus fréquentes.

Certaines espèces muscicoles ont des pattes aussi longues en valeur absolue ou relative que leurs homologues cavernicoles (*I. turki, I. helwigii*) ; d'autres ont des pattes de longueur moyenne (par exemple *I. luteipes, I. triglavensis*) ; le plus grand nombre, cependant, possède des pattes assez courtes (par exemple, *I. pectiginosa, I. helvetica, I. lusitanica, I. dacica*).

En conclusion, il n'y a pas dans le genre *Ischyropsalis* un allongement des appendices qui soit propre aux espèces cavernicoles. On constate, en effet, que la plupart des espèces cavernicoles anophthalmes ont des appendices très longs, mais que des espèces épigées, qui semblent voisines dans l'état actuel de la phylogénie du groupe, ont des appendices aussi longs. Il semble donc que l'allongement des appendices chez certaines espèces du genre *Ischyropsalis* soit une manifestation phylétique sans relation directe avec le milieu dans lequel elles vivent.

TABLEAU N° 10.

Espèce		Longueur corps en mm.	Longueur prosoma en mm.	Longueur P1 en mm.	Longueur P2 en mm.	Longueur P3 en mm.	Longueur P4 en mm.	Auteur
Ischyropsalis pectiginosa	♂	5,2		10,5	18	11	14,5	ROEWER
Ischyropsalis hispanica	♂	7,5		11	17	9	15	»
Ischyropsalis lusitanica	♂	6,5		11	19	11,5	15	»
Ischyropsalis helvetica	♂	5		11	16	11	13	»
Ischyropsalis pentelica	♂	4,5		11	22	10	15	»
Ischyropsalis dacica	♂	4		13	17	11,5	14	»
Ischyropsalis luteipes	♂	5,15	1,69	14,60	25,7	12,8	17,40	JUBERTHIE
Ischyropsalis triglavensis	♂	5,2		15,60	23,5	14,1	18,2	HADZI
Ischyropsalis manicata	♂	5,5		17	24	17,5	20	ROEWER
Ischyropsalis troglodytes	♂	3,5		17	22	15	19	»
Ischyropsalis dentipalpis	♂	5,5		17,5	25	15,2	20	»
Ischyropsalis carli	♂	6,2		18	26	16,5	21,5	»
Ischyropsalis taunica	♂	5,1		18,1	23,9	16,6	19,4	»
Ischyropsalis nicaea	♂	8,5		20	34	21	26	»
Ischyropsalis nodifera	♂	5,5		20	34	18,8	24	»
Ischyropsalis superba	♀	9,2		20,60	31,40	19,70	21,90	JUBERTHIE
Ischyropsalis strandi	♂	5,30	1,68	21,60	32,80	18,50	23,55	»
Ischyropsalis pyrenaea	♂	6,00	1,90	21,80	33,20	20,00	26,50	»
Ischyropsalis ravasinii	♀	7,00	1,60	22,25	36,65	22,1	25,3	HADZI
Ischyropsalis navarrensis	♂	7,5		24	35	21	27	ROEWER
Ischyropsalis helwigii	♂	5		24	37	21	27	»
Ischyropsalis helwigii müllneri	♂	4,70	1,50	24,50	41,50	23	30,60	JUBERTHIE
Ischyropsalis corcyraea	♂	5		25	40	23	30	ROEWER
Ischyropsalis moreana	♂	8		25	41	24	35	»
Ischyropsalis sp. (Buso de la Rana)	♂	4,70	1,67	25	43,15	24,70	33,80	JUBERTHIE
Ischyropsalis goodnighti	♂	6		26	40	23	30,5	ROEWER
Ischyropsalis turki	♂	5		26	40	24	30	»
Ischyropsalis dispar	♂	5,7		26	44	25	31,5	»

3. **Allongement des appendices chez les *Nemastomatidae*** (Tableau n° 11).

Le rapport de la longueur de la P 1 à celle du corps, chez les mâles des espèces épigées du genre *Nemastoma*, varie de 1,5 à 5,5, et le rapport $\frac{\text{longueur P2}}{\text{longueur corps}}$ est compris entre 2,2 et 9.

Tableau n° 11.

Espèce	Longueur corps en mm	Longueur P1 en mm	Longueur P2 en mm
Genre Nemastoma.			
N. quadripunctatum	3,5	11	12
N. bishopi	5	7,7	18
N. chaucicum	3,5	8	14
N. austriacum	3,5	8	15
N. hungaricum	4	8	14
N. gertschi	4	8	14
N. armeniacum	3	8,5	12
N. kalischevskyi	4,5	8,5	15
N. bicuspidatum	4	8,5	15
N. ryla	3,5	9	13,5
N. suchumium	4,5	9	14
N. aurigerum	3,5	9	16
N. gigas	5	9	18
N. nervosum	3,5	9	22
N. markovi	4,4	9,6	14,8
N. mackenseni	4	9,5	13
N. politum	4	10	15,5
N. riparium	3,5	10	16,5
N. bimaculosum	4	10	16,5
N. bulgaricum	3,5	10	18
N. perfugium	3,5	10	18
N. alfkeni	3,5	10	16
N. paspalevi	3,5	10	17,8
N. senussium	5,5	11	28
N. rumelium	4	11	15
N. kochii	4	11	17
N. santorinum	4	11	21
N. umbo	4	11	22
N. schenkeli	5	12	18
N. thessalum	4,5	12	22
N. sillii	4	12	18
N. polonicum	4	12	20
N. strasseri	4	12	20
N. romanium	4	12	23
N. mohilevum	4	12	25
N. ferkeri	3,5	12	21
N. atanasovi	4,2	12,6	19,7
N. moesiacum	4,5	13	21
N. brevipalpatum	4	13	24
N. radewi	3,9	13,8	26
N. nicaeum	3,5	14	23
N. insulare	5	15	25
N. filipes	3,5	15	28

Tableau n° 11 (suite).

Espèce	Longueur corps en mm	Longueur P1 en mm	Longueur P2 en mm
Genre Nemastoma			
N. ios	4,5	17	30,5
N. ikarium	4	17	31
N. longipes	5,5	18	28
N. titaniacum	5	21	36
N. acrospinosum	4,2	23	38
N. lugubre	2,2	4	6
N. hankiewiczii	1,3	2,7	4,5
N. globuliferum	2	3,5	7,5
N. triste	1,7	3,5	7
N. tenebricosum	1,65	3,5	6
N. dentigerum	1,5	3,8	5,8
N. lilliputatum	2,5	4	6
N. bidentatum	1,8	4	9
N. scabriculum	2,1	4,5	7
N. ianetscheki	1,4	5	8,7
N. bosnicum	4	6	9
N. brunneum	3	6	9
N. dentipalpe	2,8	7	12
N. navarrense	2,5	7	11
N. argenteolunulatum	2,9	8	12
Genre Buresiolla			
*B. tunetanum**	3	15	25
*B. bureschi**	2,2	16,14	28,26
*B. caecum**	1,5-1,9	17,1	31,8
*B. karamani**	1,15	12,19	22,75
*B. sokolovi**	1,5	15,6	—
*B. abchasica**	1,1	17,2	31,00
Genre Mitostoma			
M. chrysomelas	2,5	13	22
M. hispanum	2,2	3	5,5
M. carinatum	2,2	4	6,2
M. elegans	2	4	6
M. haasi	2,5	4,5	11
M. chrys. alpinum	2	6,5	12,7
M. creticum	2,2	7	10
M. olgae	1,7	5,7	10,5
M. cancellatum	2,1	8	14
M. spinosum	2,7	10	15
M. asturicum	2,8	11,5	20
M. gracile	2	13	24
M. pyrenaeum	1,66	12,4	23,5
M. hadzii	2,5	12	20
*M. omalosum**	2,8	13	23
M. silhavyi	3,5	14	24

* = espèces dont l'appareil visuel est plus ou moins réduit.

Chez les mâles du genre *Mitostoma* le rapport de la longueur de la P 1 à celle du corps varie de 1,4 à 7,4 selon l'espèce. *M. omalosum*, dont les yeux sont dépigmentés, n'a pas les appendices plus longs que les autres espèces ($\frac{\text{l. P 1}}{\text{l. corps}} = 5$).

Dans le genre *Buresiolla*, cinq espèces sur les six espèces cavernicoles et anophthalmes qui le composent, présentent un allongement très net des appendices par rapport à tous les *Nemastomatidae* muscicoles. *B. abchasica* est le cas le plus typique, le rapport $\frac{\text{l. P1}}{\text{l. corps}}$ atteignant 15,2 ; chez *B. karamani, B. sokolovi, B. caecum*, ce rapport est voisin de 10, et chez *B. bureschi* il est encore supérieur à celui des espèces muscicoles. Par contre, la longueur relative des appendices de *B. tunetanum* est identique à celle des espèces muscicoles qui ont les appendices les plus longs.

En conclusion, cinq espèces cavernicoles possèdent des appendices relativement plus longs que ceux des espèces épigées. Ces espèces ayant un corps très petit, la longueur absolue de leurs appendices peut ou non être supérieure à celle des espèces muscicoles de grande taille.

4. Allongement des appendices chez les *Phalangodidae*.

L'allongement des appendices est net chez les *Scotolemon* (1) qui vivent dans les grottes des Pyrénées, par rapport à *Scotolemon lespesi*, espèce muscicole de la même région. Les données sont portées dans le tableau n° 12.

Tableau n° 12.

Espèce	Provenance	Longueur du prosoma	Long. P. 1	Long. P.2	Long. 1re art. tarse
S. lespesi..	Moulis, Aubert Montagagne	1,2 à 1,4 mm	4 à 4,7 mm	6,3 à 7 mm	0,69 à 0,85 mm
S. lucasi...	Grottes de Rieusec, de Tourtouse	1,2 à 1,35 mm	5 à 5,7 mm	8 à 9 mm	0,91 à 1 mm
S. sp.	Diverses grottes du Couserans	1,2 à 1,35 mm	5 à 5,7 mm	8 à 9 mm	0,91 à 1 mm

(1) Les mesures précédentes montrent que les formes (*S.* sp.) récoltées dans certaines grottes du Couserans (Ariège) dont le corps est relativement clair et dont le pédipalpe est pourvu de 2 épines à la face interne de la patelle, rapportées à *S. lespesi* par Roewer (1935), appartiennent, en réalité, à une autre espèce. Une révision générale des formes du groupe *S. lespesi, S. lucasi*, est nécessaire afin de savoir s'il s'agit d'une espèce nouvelle ; le critère utilisé pour séparer les deux espèces, 2 épines à la face interne de la patelle chez *S. lespesi* et 3 chez *S. lucasi*, n'est en effet pas valable ; certains individus présentent 2 épines d'un côté et 3 de l'autre, et d'autres, typiquement des *S. lespesi*, en présentent 3 de chaque côté.

Le rapport de la longueur de la patte 1 à celle du prosoma est de 3,3 chez *S. lespesi*, tandis que chez les deux autres formes il est compris entre 4 et 4,2. De plus, la longueur du premier article des tarses, notamment de la patte 1, est plus grande chez les formes cavernicoles que chez l'espèce muscicole.

L'allongement des appendices a également été signalé chez les formes cavernicoles du genre américain *Crosbiella*, par Goodnight C. et M. (1960).

C. — Conclusions.

Des Cyphophthalmes aux Laniatores et aux Palpatores, et au sein de la plupart des familles, on observe une tendance à l'allongement des appendices et à la subdivision du tarse en un nombre de plus en plus grand de faux articles. L'allongement des appendices est donc, vraisemblablement, un phénomène phylétique chez les Opilions.

Quelques espèces cavernicoles présentent un net allongement des appendices par rapport aux espèces endogées ou muscicoles voisines : *Tranteeva paradoxa* chez les Cyphophthalmes, *Buresiolla abchasica, B. sokolovi, B. caecum, B. karamani, B. bureschi*, chez les *Nemastomatidae*, et *Scotolemon lucasi* chez les *Phalangodidae* européens. Les autres espèces cavernicoles étudiées, caractérisées par une régression totale du cristallin, ont des appendices, au plus, de même longueur que ceux des espèces épigées pourvues des appendices les plus longs, et parfois des appendices relativement courts ; les cas les plus typiques s'observent dans le genre *Ischyropsalis*.

Le très grand allongement des appendices constaté chez un nombre peu élevé d'espèces cavernicoles ne représente qu'un cas extrême qui s'inscrit dans la tendance à l'allongement des appendices constatée chez les Opilions. Le mode de vie cavernicole permet vraisemblablement la réalisation de ces cas très poussés et la conservation des espèces dont les appendices sont les plus longs, mais ne déclenche pas ce phénomène. Ces conclusions sont à rapprocher de celles de Chopard (1929) relatives aux Orthoptères, et de celles de Condé (1955) en ce qui concerne les Campodés.

Chapitre III.

DÉPIGMENTATION DES TÉGUMENTS CHEZ LES OPILIONS.

Il est bien connu que de nombreux animaux cavernicoles sont dépigmentés. Les Opilions cavernicoles présentent le même phénomène, mais à des degrés divers. Pour bien mettre en évidence cette dépigmentation, il est nécessaire de décrire en premier la nature et la localisation de la pigmentation chez les espèces épigées proches des espèces cavernicoles. Je choisis deux exemples, un chez les *Ischyropsalidae* et un chez les *Phalangodidae*.

A. — Pigmentation des espèces muscicoles et muscicoles-cavernicoles.

1. Coloration du tégument chez *Ischyropsalis luteipes*.

Les adultes d'*I. luteipes* sont fortement colorés en noir ; les pattes, les chélicères, le tégument dorsal du prosoma, le scutum abdominal, les tergites abdominaux sont, en effet, d'un noir intense ; les membranes qui séparent les tergites sont brunâtres.

Des coupes histologiques montées sans coloration préalable montrent que la teinte noire du tégument dorsal du prosoma (fig. 42 *a*) résulte en grande partie de la coloration de la cuticule, à laquelle s'ajoute une pigmentation plus ou moins importante des cellules de l'hypoderme. La cuticule se compose de plusieurs couches dont la coloration présente des intensités diverses ; l'épicuticule, couche très mince de 0,4 µ d'épaisseur environ, est formée de deux couches d'égale épaisseur : une couche externe uniformément teintée en noir, et une couche interne incolore ; l'exocuticule, de structure lamellaire, de 5 à 10 µ d'épaisseur, est colorée en noir plus ou moins dense ; l'endocuticule, également lamellaire, de 20 à 25 µ d'épaisseur, est jaune près de l'hypoderme et brune du côté de l'exocuticule. Des traînées de pigment très noires, présentant de petits renflements, s'observent en nombre variable dans l'exocuticule et l'endocuticule. De nombreuses cellules hypodermiques, assez plates, de 6 à 8 µ de hauteur, renferment des grains de pigment noir de 1 µ de diamètre environ.

La couleur brune de la cuticule est vraisemblablement due à un pigment non granuleux, amorphe, comme chez les Insectes (Richards 1951, Fuzeau-Breasch 1960).

2. Coloration du tégument chez *Scotolemon lespesi*.

Le corps et les appendices des adultes de cette espèce sont fauves et présentent des dessins noirâtres. Des coupes histologiques montées sans coloration préalable (fig. 42 *c*) montrent, au niveau du prosoma, que l'épicuticule, très mince, est incolore, que l'exocuticule, de

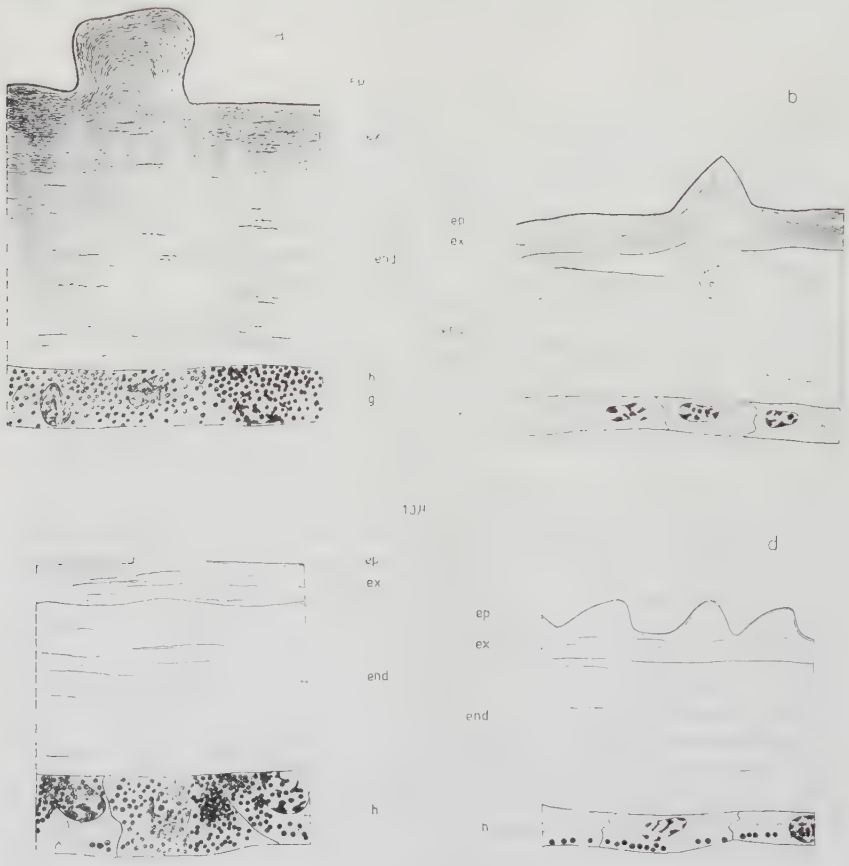


Fig. 42. — Tégument du prosoma de divers Opilions. — *a. I. luteipes*. — *b. I. strandi*. — *c. Scotolemon lespesi*. — *d. S. lucasi* ; *end.* = endocuticule ; *ep.* = épicuticule ; *ex.* = exocuticule ; *g.* = grains de pigment ; *h.* = hypoderme.

5 µ d'épaisseur environ, est fauve foncé, et que l'endocuticule, de 20 µ d'épaisseur, est fauve clair. Certaines cellules de l'hypoderme renferment un grand nombre de grains de pigment de 0,5 à 1 µ de diamètre, colorés en noir. Chez cette espèce les dessins noirs résultent donc uniquement de la présence d'un pigment granuleux noir dans des cellules hypodermiques déterminées.

B. — Dépigmentation des espèces cavernicoles.

1. Dépigmentation chez *Ischyropsalis strandi*.

La dépigmentation du tégument des adultes de cette espèce est assez poussée. La presque totalité des parties sclérifiées des tergites sont fauves ; le scutum céphalothoracique (fig. 37 *d*) présente de grande surfaces fauves et un demi-cercle récurvé à peu près noir ; les chélicères sont entièrement noires.

Sur coupes histologiques montées sans coloration préalable (fig. 42 *b*), on observe les régressions suivantes :

— les cellules hypodermiques sont totalement dépourvues de pigment ;

— dans les régions fauves, l'endocuticule est fauve clair, l'exocuticule et la couche externe de l'épicuticule ne sont pas noires comme celles d'*I. luteipes*, mais fauve foncé ;

— dans les régions où la pigmentation noire subsiste, l'endocuticule est également fauve clair, l'exocuticule est fauve foncé parfois localement légèrement teintée de brun, et la couche externe de l'épicuticule est noire.

La dépigmentation relative du tégument s'accompagne d'une diminution de l'épaisseur de la cuticule ; chez *I. strandi* la cuticule mesure 20 µ environ, tandis que chez *I. luteipes* elle atteint 30 à 35 µ environ.

2. Dépigmentation dans le genre *Scotolemon*.

Chez *Scotolemon lucasi*, les adultes sont entièrement fauve clair. L'étude histologique du tégument (fig. 42 *d*) montre que la cuticule est un peu plus claire que chez *S. lespesi*, l'exocuticule étant jaune clair, et légèrement moins épaisse que chez cette dernière. Les cellules hypodermiques sont presque totalement dépigmentées, la plupart présentant, en effet, une seule couche assez irrégulière de granules noirs.

Chez *Scotolemon doriae*, les cellules hypodermiques sont dépourvues de pigment, la cuticule est claire ; elle présente localement une teinte rougeâtre chez les mâles, en particulier au niveau du trochanter des pattes IV.

C. — Conclusions.

La pigmentation des *Ischyropsalidae* et des *Phalangodidae* adultes résulte donc de la pigmentation de la cuticule et de la présence de grains de pigments dans les cellules hypodermiques.

Chez les *Phalangodidae* étudiés, la couleur propre de la cuticule, fauve plus ou moins foncé, donne la coloration générale du tégument ; les dessins bruns résultent de la présence de grains de pigment noir dans certaines cellules hypodermiques. La dépigmenta-

tion se traduit par la disparition plus ou moins complète du pigment hypodermique et par une décoloration partielle de la cuticule.

Chez les *Ischyropsalidae*, la couleur propre de la cuticule est masquée par une coloration noire dont la densité augmente de sa face interne à sa face externe ; de nombreuses cellules hypodermiques renferment un pigment granuleux noir en plus ou moins grande abondance. La dépigmentation se traduit par la disparition du pigment hypodermique et par la diminution de la coloration noire de la cuticule. Une étude histochimique comparée serait nécessaire, notamment pour rechercher la composition de l'épicuticule et déterminer, dans le cas où elle est incolore, si ce phénomène provient de la disparition de sa couche externe ou seulement de sa décoloration.

La dépigmentation s'accompagne d'une diminution d'épaisseur de la cuticule.

Chapitre IV.

RELATIONS ENTRE LA RÉGRESSION DE L'APPAREIL VISUEL, LA DÉPIGMENTATION ET L'ALLONGEMENT DES APPENDICES.

Ces différents phénomènes sont, selon les espèces, présents ou non simultanément ; ils affectent, s'ils sont présents en même temps, des intensités différentes. Ces faits laissent présager qu'ils ne sont pas forcément liés entre eux, et que chaque organe réagit selon un mode qui lui est propre.

A. — Relation entre la dépigmentation des yeux et celle des téguments.

Dans le genre *Scotolemon*, il n'y a pas de parallélisme entre la dépigmentation des téguments (disparition du pigment hypodermique et décoloration partielle de la cuticule) et la disparition du pigment oculaire.

On constate, en effet, que chez *S. lucasi* et *S. terricola* il y a réduction de la pigmentation du tégument et persistance du pigment rétinien, tandis que chez *S. doriae* la dépigmentation affecte à la fois le tégument et les yeux. On doit cependant remarquer que la disparition du pigment oculaire ne s'est produite que chez une espèce dont le tégument est clair.

Dans le genre *Ischyropsalis*, on observe une certaine désynchronisation dans les deux phénomènes. La dépigmentation des yeux commence chez des espèces dont le tégument s'éclaircit, mais

s'achève avant que la dépigmentation du tégument soit terminée. Ainsi, chez *I. helwigii müllneri*, les téguments sont un peu dépigmentés, et les yeux ne sont plus noirs mais pigmentés en rouge foncé ; chez *I. strandi* les yeux sont fortement régressés et complètement dépigmentés, tandis que le tégument n'est pas entièrement décoloré.

La différence de nature chimique du pigment oculaire et du pigment cuticulaire, ainsi que le moment différent de leur formation au cours du développement, peuvent expliquer les désynchronisations observées. Le pigment oculaire se dépose, en effet, au cours de la phase d'organogenèse larvaire, tandis que le tégument reste incolore, les dents d'éclosions, les griffes et l'extrémité des doigts des chélicères étant les seules parties à se pigmenter en noir (chez les Palpatores). Le tégument des larves et des premières nymphes reste incolore. Le pigment tégumentaire apparaît chez les dernières nymphes, mais le tégument ne se pigmente intensément qu'au moment du passage au stade adulte.

B. — Relation entre la régression des yeux, l'allongement des appendices et la dépigmentation.

Toutes les combinaisons entre ces trois phénomènes semblent possibles.

Dans le genre *Scotolemon*, l'allongement des appendices semble sans relation avec la régression des yeux ; en effet, *S. lucasi*, espèce possédant les appendices les plus longs, ne présente pas de régression oculaire. Il semble que l'allongement des appendices aille en partie de pair avec la dépigmentation des téguments ; *S. lucasi* et *S. doriae* possèdent, en effet, des téguments plus clairs et des appendices plus longs que *S. lespesi*.

Dans le genre *Ischyropsalis*, le degré maximum de régression du cristallin est atteint chez *I. strandi* dont les appendices sont cependant moins longs que ceux d'espèces voisines possédant des yeux (*I. ravasinii*, *I. helwigii müllneri*, et *I.* sp. récolté au Bus de la Rana). Le maximum de dépigmentation, réalisé dans l'espèce inédite du Bus de la Rana, seule à posséder des chélicères un peu éclaircies, va de pair avec la possession de très longs appendices ; c'est chez cette espèce, en effet, que les appendices sont relativement les plus longs.

De très rares espèces présentent à la fois les trois phénomènes (disparition des yeux, dépigmentation complète, allongement extrême des appendices). Il semble en être ainsi chez *Buresiolla karamani*, d'après Hadži (1940).

En conclusion, chaque organe ou constituant régresse ou se modifie selon son rythme, beaucoup de combinaisons étant possibles avant que les cas extrêmes soient réalisés ensemble chez une espèce.

RÉSUMÉ DE LA TROISIÈME PARTIE.

1. Régression de l'appareil visuel.

De nombreux cas de régression de l'appareil visuel, visibles extérieurement, sont signalés chez des espèces muscicoles, humicoles, endogées et cavernicoles. Les cas les plus nombreux et les plus poussés se rencontrent, selon la famille considérée, tantôt chez les humicoles, tantôt chez les endogés, tantôt chez les cavernicoles. Les régressions ne sont donc pas uniquement l'apanage des espèces cavernicoles ; elles s'effectuent chez des espèces qui vivent dans des milieux présentant toutefois un certain nombre de facteurs écologiques communs, notamment, une obscurité relativement forte, un taux d'humidité relative assez élevé et une température relativement basse en pays tempéré.

L'étude histologique des yeux a été faite chez des *Phalangiidae*, des *Ischyropsalidae* et des *Phalangodidae*. Les yeux des *Phalangiidae* épigés sont bien développés. Ceux des espèces muscicoles, appartenant à des lignées renfermant des espèces anophthalmes, le sont beaucoup moins, mais, c'est à partir d'yeux de ce type que s'est opérée la régression de l'appareil visuel. Celle-ci intéresse d'abord le système optique (corps vitré et cristallin), puis la rétine (nombre et différenciation des cellules visuelles), et enfin le nerf optique.

2. Allongement des appendices.

Le rapport de la longueur des appendices à celle du corps dépend de la famille considérée et de la position phylétique de cette dernière. Des Cyphophthalmes aux Laniatores et aux Palpatores, et au sein de chaque famille, on constate un allongement relatif des appendices et une subdivision du tarse en un nombre de faux articles de plus en plus grand ; il y a également une tendance à l'allongement des appendices des espèces endogées, aux muscicoles, puis à celles qui vivent dans les herbes. Ce phénomène phylétique semble donc aller de pair avec la conquête d'un milieu de plus en plus aérien.

Dans la plupart des lignées endogées ou muscicoles, quelques espèces vivent dans les grottes, mais un très petit nombre, seulement, présentent un net allongement des appendices par rapport aux espèces non cavernicoles.

L'allongement exceptionnellement fort de leurs appendices doit être considéré comme un cas extrême du phénomène d'allongement des appendices constaté chez les Opilions, et non comme un phénomène nouveau déclenché par la vie cavernicole.

3. Dépigmentation des téguments.

Les téguments des *Ischyropsalis* et des *Scotolemon* sont étudiés. La dépigmentation résulte chez les *Ischyropsalis* de la disparition du pigment hypodermique, noir et granuleux, et du pigment noir et amorphe de la cuticule, et chez les *Scotolemon*, de la disparition du pigment hypodermique, et d'une certaine décoloration de la cuticule. La dépigmentation s'accompagne d'une diminution d'épaisseur de la cuticule.

L'allongement des appendices et la régression des yeux et de la pigmentation ne sont pas synchrones ; chaque organe ou constituant se modifie selon son rythme.

QUATRIÈME PARTIE.

INFLUENCE DES FACTEURS DU MILIEU SUR LE DÉVELOPPEMENT ET LA REPRODUCTION.

Quelques-uns des facteurs écologiques des milieux dans lesquels vivent les Opilions ont été précisés dans la première partie de ce travail. Il convient maintenant d'étudier en détail l'action de certains de ces facteurs sur les différentes périodes de la vie des Opilions, et de rechercher, notamment, les températures et les taux d'humidité qui conviennent le mieux aux animaux à chacune des périodes de leur développement et au moment de leur reproduction.

Chapitre I.

FACTEURS EXTERNES ET PÉRIODE EMBRYONNAIRE.

A. — Etude écologique de la période embryonnaire d'un Opilion épigé.

1. Développement des œufs dans le sol en hiver.

Il importe de savoir si les œufs d'*Odiellus gallicus*, déposés dans le sol à l'automne, se développent au cours de toute la période froide de l'année, et comment se fait leur développement, qui aboutit à l'éclosion des jeunes au printemps.

Dans ce but, des œufs sont placés dans le sol de la station de Moulis, à un endroit de ponte habituel, dont les variations de température au cours de la période froide ont été données page 30. Trois lots de 60, 44 et 30 œufs sont constitués à partir de trois pontes faites le 1er Octobre 1960 et renfermant respectivement 84, 53 et 61 œufs ; les œufs restant, mis à 11°5 C, servent de témoins.

Le 3 Octobre, les œufs à expérimenter sont placés dans de petites boîtes en plastique (2 cm × 2 cm × 1 cm), sur du papier Joseph

humide reposant lui-même sur une lamelle de verre ; ces boîtes, percées de trous, sont déposées à 3 cm de profondeur dans le sol, dont la température est de 14° C.

Le 1er Novembre, soit 31 jours après la ponte, les œufs sont au début de la phase d'inversion ; la température du sol est de 10° C environ.

Le 1er Décembre, les œufs sont au début de la phase d'organogenèse larvaire, et la température du sol est voisine de 7° C.

Du 1er Décembre au 15 Février, les œufs subissent des températures comprises entre 1°C et 5°C. Pendant cette période, leur développement n'est pas arrêté. Il s'effectue très lentement, et la phase d'organogenèse larvaire s'accomplit ; en 75 jours, les embryons accomplissent seulement l'équivalent de 20 jours de développement à 11°5 C.

Les éclosions s'échelonnent du 4 au 20 Mars 1961, tandis que la température du sol s'élève progressivement de 6° C à 9° C ; 132 œufs sur 134 sont éclos, soit : 60/60, 42/44 et 30/30 ; tous les jeunes obtenus sont normaux.

En conclusion :

1) Les œufs subissent dans le sol en hiver des conditions favorables à leur développement puisque de 95 à 100 % éclosent ; ce pourcentage équivaut à celui des œufs laissés continuellement à 11°5 C.

2) Les œufs ne présentent aucun arrêt de développement ; le développement se poursuit d'autant plus lentement que la température est plus basse.

2. Relations entre la température et le développement embryonnaire.

a. Echelle des températures compatibles avec le développement normal.

Les résultats précédents m'ont conduit à rechercher les températures létales, et l'échelle des températures compatibles avec le développement normal des œufs.

Dans ce but, un grand nombre d'œufs ont été soumis à différentes températures constantes pendant toute la durée du développement embryonnaire. Chaque ponte est divisée en lots de 20 œufs qui sont mis dans des boîtes de Pétri, sur du papier Joseph maintenu humide et changé une ou deux fois au cours de l'expérience. Un lot de chaque ponte est placé à 11°5 C, les autres sont soumis aux températures suivantes : — 8° C ± 4, 1° C ± 2, 4° C, 6° C, 7° C, 15° C, 16° C, 17° C, 18°5 C, 20° C, 21° C, 23° C et 25° C.

1°) *Température létale inférieure.*

A 4° C, les œufs éclosent. A 3° C, la plus grande partie du développement s'accomplit, mais l'éclosion est inhibée.

A 1° C ± 2, le développement embryonnaire est très lent, de sorte que les œufs n'atteignent les stades de la mue embryonnaire (Ld) que 12 mois après la ponte. Les œufs ne peuvent éclore, et survivent à ces stades jusqu'au 18e mois après la ponte ; ils donnent, en effet, des jeunes normaux s'ils sont mis à 11°5 C. Après le 18e mois, les œufs se cytolysent.

A — 8° C ± 4, le développement est arrêté ; il reprend, cependant, chez 50 % des œufs mis à 11°5 C après 30 jours d'expérience, et chez 30 % des œufs exposés 75 jours à ces températures et placés ensuite à 11°5 C.

La température létale inférieure est donc voisine de 3°C pour les stades proches de l'éclosion, et inférieur à 0° C pour les autres stades du développement.

2°) *Température létale supérieure.*

De 15 à 17° C, il y a de 70 à 95 % d'éclosions selon les pontes.

A 20° C, aucune éclosion ne se produit ; le tiers des embryons atteint les derniers stades de la phase d'organogenèse larvaire, les deux tiers se cytolysent aux stades de métamérisation de la bandelette germinative.

A 21° C et 23° C, le développement embryonnaire ne dépasse pas les stades de formation des somites du prosoma.

A 25° C, le développement est arrêté de façon irréversible en deux ou trois jours.

Aux différentes températures, les embryons qui se cytolysent sont porteurs de monstruosités complexes.

Expérimentée pendant tout le développement embryonnaire, la température létale supérieure est donc 20° C, si l'on choisit comme critère la non éclosion des œufs. En fait, les températures comprises entre 20 et 23° C sont tératogènes, et les anomalies qu'elles produisent entraînent ultérieurement la mort de l'embryon ; la température qui arrête le développement, de façon irréversible, est 25° C environ.

3°) *Echelle des températures compatibles avec le développement normal.*

Pour le développement embryonnaire considéré globalement, cette échelle est comprise entre 4° C et 15-17° C, ainsi qu'il ressort des résultats précédents.

b. Optimum thermique global du développement embryonnaire.

Les expériences précédentes vont permettre la mise en évidence de l'optimum thermique global du développement embryonnaire. Pour cela, il est nécessaire de déterminer la durée moyenne du développement à chaque température, ainsi que le taux de mortalité. L'optimum thermique global du développement embryonnaire est défini, en effet, comme la température constante, appliquée pendant

toute la période embryonnaire, qui donne la plus grande vitesse de développement et le taux de mortalité le plus faible.

1°) *Détermination de la durée moyenne du développement à une température constante.*

Pour calculer la durée moyenne du développement à différentes températures constantes, il est nécessaire de connaître avec précision le moment de la ponte et celui des éclosions. Or, les éclosions d'une ponte sont loin d'être synchrones ; ce fait est mis en évidence dans la courbe figure 43, représentant le nombre journalier d'éclo-

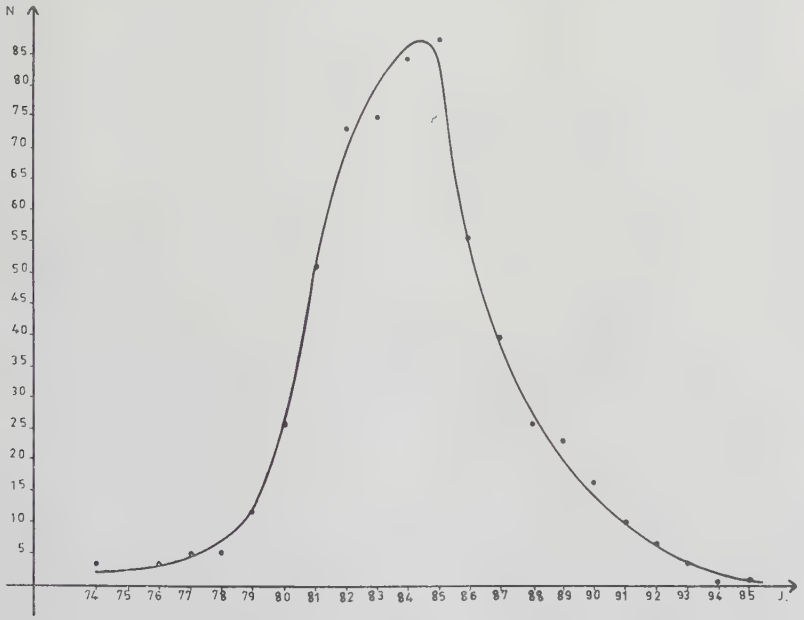


Fig. 43. — Courbe de fréquence des éclosions en fonction de la durée du développement chez *O. gallicus* ; *J* = durée du développement embryonnaire en jours ; *N.* = nombre d'éclosions.

sions déterminé à partir de 622 œufs provenant de 15 pontes faites en octobre, et soumises à 11°5 C ; cette courbe montre, en effet, que 95 % des éclosions se localisent du 79e au 91e jour après la ponte ; l'étalement des éclosions est donc de 13 jours. L'étalement de 95 % des éclosions est de 7 à 8 jours pour les pontes prises individuellement.

La durée moyenne du développement à une température donnée est représentée par la moyenne arithmétique des durées qui séparent la ponte des éclosions. A 11°5 C, par exemple, la durée moyenne du développement embryonnaire est 84 jours, la variance étant égale à 10, et le nombre d'œufs pris en considération, 609.

2°) *Détermination de l'optimum thermique global.*

Les durées moyennes du développement, déterminées sur 200 à 600 œufs à chaque température, sont portées, en fonction de la température, sur le graphique figure 44 (courbe C 1). Les taux de mortalité en fonction de la température sont également portés sur cette figure (courbe C 2).

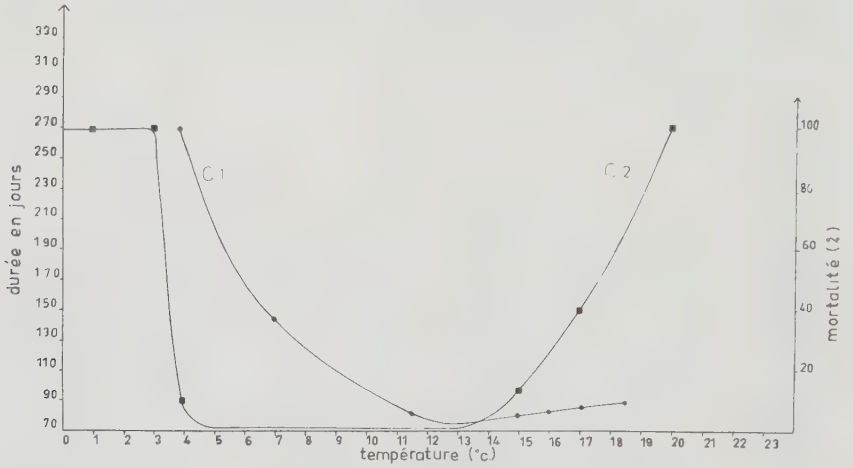


Fig. 44. — Durée du développement embryonnaire d'*O. gallicus* (C1), et variations du taux de mortalité (C2), en fonction de la température.

L'examen des courbes C 1 et C 2 met en évidence les faits suivants : — de 4° C à 12 ou 13° C, la durée de développement des œufs diminue au fur et à mesure que la température s'élève ; elle passe, en effet, de 270 jours à 75-80 jours ; le taux de mortalité est pratiquement nul, et de 1 à 2 % des œufs ne présentent aucun développement ; — de 15° C à 18° C, la durée de développement augmente jusqu'à 90 jours ; le taux de mortalité croît rapidement, en fonction de la température ; il est à noter que dans cette zone de températures la durée de développement des œufs est très variable ; quelques œufs ont une durée de développement de 75 à 80 jours, et les autres une durée de 90 à 100 jours.

L'optimum thermique global du développement embryonnaire, est donc 12° C ou 13° C.

3°) *Conclusions.*

Le développement des œufs d'*Odiellus gallicus* présente un certain nombre de caractères qui traduisent son adaptation aux conditions de température de la période froide de l'année. Parmi ces caractères, il faut citer : la résistance des œufs à des températures inférieures à 0° C ; l'accomplissement du développement jusqu'à la fin de la période d'organogenèse larvaire à des températures oscillant autour de 1° C ; la faible intensité de l'optimum thermique global

du développement embryonnaire (12-13° C) ; l'apparition de monstruosités chez une partie des embryons soumis à des températures relativement peu élevées (15° C à 23° C) ; la température létale supérieure peu élevée.

c. Variation de l'optimum thermique au cours du développement embryonnaire.

Les résultats des recherches sur les températures létales suggèrent une variation de l'optimum thermique au cours du développement embryonnaire. Je vais rechercher et étudier avec précision cette variation, en soumettant chacune des phases de ce développement à une série de températures constantes.

Plusieurs séries d'une centaine d'œufs au même stade de développement sont constituées à partir de pontes faites en octobre et conservées à 11°5 C ; le critère utilisé, pour le début des expériences, est un certain nombre de jours de développement à 11°5 C pour les phases I et II, et un des stades visibles sur le vivant, représentés dans les figures 20 à 24, pour les phases suivantes, en particulier le premier stade de chacune d'elles. Chaque série d'œufs est divisée en lots de vingt, chacun étant soumis à une des températures comprises entre 8° C et 31° C. L'expérience est arrêtée dans une série lorsque l'un des lots a atteint la fin de la phase correspondant à son stade de mise en expérience ; le retard des autres lots est chiffré d'après les stades qu'ils ont atteints. La température qui provoque le développement le plus rapide et pratiquement aucune anomalie

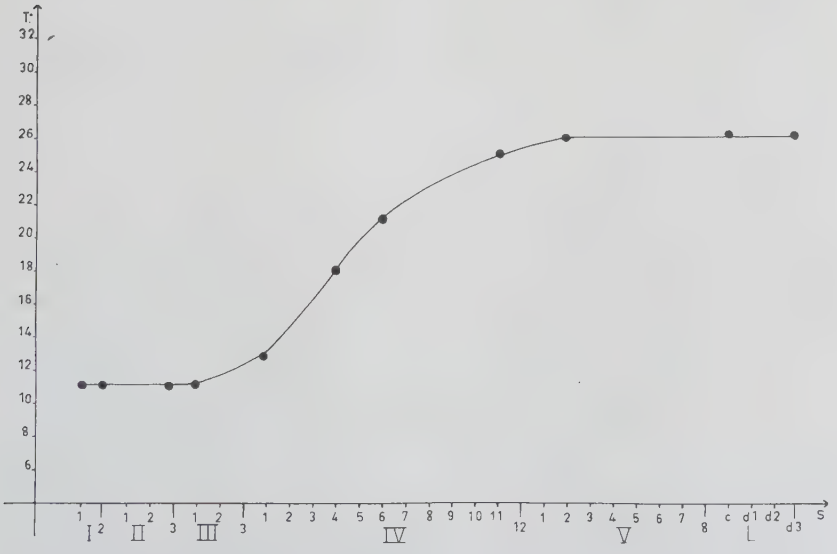


Fig. 45. — Variation de l'optimum thermique au cours du développement embryonnaire chez *O. gallicus* ; *S.* = stade ; *T°* = température.

(98 à 100 % d'embryons normaux) est considérée comme l'optimum thermique de la phase étudiée ou de la série de stades morphologiques expérimentée.

Les résultats sont résumés dans le graphique figure 45, obtenu en joignant les points représentant les différents optimums thermiques, chacun étant déterminé à l'aide de deux cents œufs. Ce graphique montre que l'optimum thermique est de 11° C environ pour les phases I et II, puis qu'il augmente progressivement pendant les phases III et IV (métamérisation du prosoma et inversion), pour atteindre 25° C au début de la phase V (organogenèse larvaire). Il se maintient, ensuite, à cette température jusqu'à l'éclosion.

J'ai contrôlé les résultats précédents en mettant cinq lots de vingt œufs, au fur et à mesure que leur développement avançait, à des températures correspondant aux optimums thermiques successifs du développement embryonnaire. Le développement de 95 % des œufs s'est effectué, dans ces conditions, en 45 jours en moyenne.

Cette étude m'a permis, de plus, de mettre en évidence pour chaque phase une zone de températures supra-optimales et tératogènes. Ces températures présentent, au cours du développement, une évolution à peu près parallèle à celle de l'optimum thermique. Comprises entre 16-18° C et 23° C aux phases I et II, elles s'élèvent progressivement aux phases III et IV, pour s'établir dans une zone comprise entre 27-28° C et 31-32° C au début de la phase V. Ce fait traduit une diminution de la sensibilité des œufs à une température tératogène donnée au fur et à mesure que le développement progresse, phénomène déjà démontré chez les Batraciens par Latinik (1929), Hoadley (1938) et Brachet (1949).

L'étude des variations de l'optimum thermique au cours du développement embryonnaire montre que, seules, les deux premières phases de ce développement nécessitent pour s'accomplir des températures relativement basses.

d. Comparaisons.

La comparaison des conditions de température exigées par *Odiellus gallicus* et par des espèces épigées, dont les œufs se développent en été, s'impose. J'ai donc étudié des pontes de *Liobunum rotundum* et de *Phalangium opilio*, faites au début d'août par des femelles récoltées aux alentours du laboratoire de Moulis.

Chez *Liobunum rotundum*, l'optimum thermique global du développement embryonnaire, déterminé à l'aide de 12 pontes, est voisin de 22° C ; le développement s'accomplit en 35 jours et le taux de mortalité est nul à cette température. Les températures basses allongent la durée du développement ; à 8°C, celle-ci est de 150 jours ; à 1° C ± 2, le développement s'effectue très lentement et les embryons n'atteignent la phase de métamérisation du prosoma qu'au bout de six mois. Les températures supérieures à l'optimum thermique allongent un peu la durée du développement ; à 26° C, 80 % des

embryons sont porteurs d'anomalies ; la température létale supérieure est voisine de 30° C.

Chez *Phalangium opilio*, l'optimum thermique est voisin de 25° C ; à cette température, la durée moyenne du développement est de 21 jours. Chez cette espèce il n'y a aucun développement à 6° C. Aux températures supérieures à l'optimum, la durée du développement est un peu allongée ; à 30° C, elle est de 30 jours, et beaucoup d'embryons portent des anomalies et n'éclosent pas ; à 32° C, il n'y a plus d'éclosions.

Gueutal (1944 *b*) a obtenu des éclosions de *P. opilio* à 30°C après 25 jours de développement en moyenne, les éclosions s'étalant de 17 à 37 jours ; l'auteur indique, par ailleurs, que 1/8 à 1/3 des œufs n'éclosent pas, et que dans certaines pontes des éclosions se produisent encore après 138 jours de développement ; les œufs à développement ralenti seraient, d'après lui, des œufs parthénogénétiques. Cette interprétation est très peu vraisemblable ; les résultats que j'ai obtenus à 30° C et la mise en évidence de l'action tératogène des températures supra-optimales montrent que le ralentissement du développement et la non éclosion d'un pourcentage d'œufs plus ou moins important résultent de l'action de températures trop élevées.

Il serait souhaitable de pouvoir comparer les conditions thermiques nécessaires au développement embryonnaire d'un grand nombre d'espèces, mais aucune étude du genre de celle que je viens de faire n'existe chez les Opilions. Les résultats de quelques auteurs sur la durée du développement embryonnaire soit à une température donnée, soit à la température du laboratoire, permettent, cependant, quelques comparaisons utiles. Ces données sont résumées dans le tableau n° 13.

Tableau n° 13.

Espèce	Auteur	Durée du développement embryonnaire	Température	Période
Platybunus bucephalus	Immel 1955	8 semaines	laboratoire	printemps été
	Parisot 1962	45 jours	20-24° C	avril-mai
Platybunus triangularis	Moritz 1957	43 et 53 jours	laboratoire	juin-août
Opilio parietinus	Holm 1947	6 mois	sol	hiver
	Kaestner 1935 *b*	6 mois	sol	hiver
Lacinius horridus	Parisot 1962	123-127 jours	20° C	hiver
		5-6 mois		

Il ressort de l'ensemble des résultats acquis que l'optimum thermique des œufs se développant en été est plus élevé que celui des œufs se développant en hiver, et, corrélativement, que la durée du

développement embryonnaire est plus courte chez les premiers que chez les seconds.

Deux types de développement embryonnaire existent donc chez les *Phalangiidae* :

— le type *Phalangium opilio*, caractérisé par un optimum thermique élevé, une durée courte, et localisé en été ; à ce type se rattachent *Liobunum rotundum*, *Platybunus bucephalus* et *Platybunus triangularis* ;

— le type *Odiellus gallicus*, caractérisé par un optimum thermique peu élevé, une durée longue, et localisé en hiver ; *Lacinius horridus* et *Opilio parietinus* appartiennent à ce type.

D'après Holm (1947), le développement des œufs d'*O. parietinus* s'arrête aux stades de formation du blastoderme lorsqu'ils sont soumis à 20° C, et il est nécessaire de les mettre plusieurs semaines à 6° C, puis à —6° C, pour que le développement se poursuive. On ne peut conclure, d'après ces données, à un arrêt obligatoire de développement aux stades blastodermiques ; on ignore, en effet, si ces œufs ne se développeraient pas s'ils étaient placés dès la ponte à des températures inférieures à 20° C, de l'ordre de celles qui ont été utilisées pour *Odiellus gallicus* (de 13° C à 6° C notamment).

Des différences entre les températures létales et les optimums thermiques du développement embryonnaire, selon la localisation de la ponte et du développement embryonnaire dans l'année, sont également connues chez d'autres animaux, en particulier chez les Batraciens (Hertwig 1898, Lillie et Knowlton 1897, Moore 1939).

3. Relations entre l'humidité et le développement.

a. Phase d'absorption d'eau.

Les œufs augmentent de volume pendant une partie du développement embryonnaire, ce qui indique vraisemblablement qu'ils absorbent de l'eau. Il est nécessaire de connaître avec précision ce phénomène avant de rechercher les optimums hygrométriques.

L'intensité et la durée de l'augmentation de taille des œufs ont été recherchées en premier. Pour cela, j'ai mesuré tous les deux jours, du début à la fin du développement embryonnaire, le diamètre de 22 œufs d'une ponte, placés sur du papier Joseph humide et maintenus à 11°5 C dans une atmosphère saturée en vapeur d'eau. Les œufs n'étant pas parfaitement sphériques, j'ai pris comme diamètre la moyenne de la longueur de leur grand axe et de leur petit axe. Les résultats, donnés figure 46 *a*, montrent que, le 1er jour au 14^{e} jour de développement, le diamètre de l'œuf passe de 0,95 mm à 1,08 mm, et se stabilise à cette valeur jusqu'à l'éclosion. Le taux d'augmentation du diamètre de l'œuf est plus faible les quatre premiers jours que du 4^{e} au 14^{e} jour. Des mesures faites sur deux autres pontes ont confirmé ces résultats.

L'augmentation de la taille des œufs s'accompagne d'une augmentation de leur poids. J'ai pesé ensemble, tous les deux jours, 40 œufs

d'une ponte maintenue dans les mêmes conditions que la ponte précédemment étudiée. Les résultats (figure 46 *b*) montrent que le poids moyen d'un œuf, voisin de 0,42 mg à la ponte, augmente faiblement au cours des quatre premiers jours du développement, puis fortement du 4e au 16e jour, période pendant laquelle il passe de 0,44 mg à 0,66 mg ; il garde cette valeur jusqu'à l'éclosion.

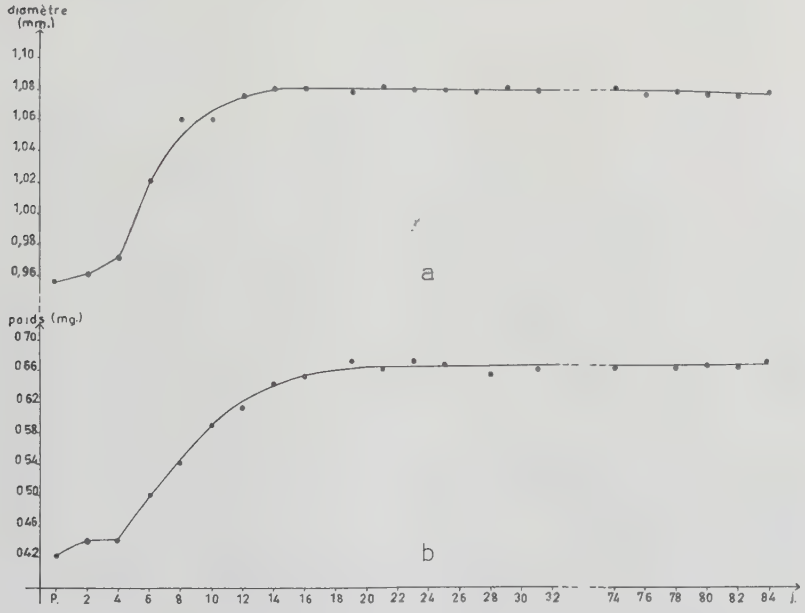


Fig. 46. — *a*. Augmentation du diamètre des œufs d'*Odiellus gallicus* au cours du développement embryonnaire. — *b*. Augmentation de leur poids pendant le même temps ; *j*. = Nombre de jours de développement ; *P*. = ponte.

Il reste à rechercher l'origine de ces modifications de la taille et du poids des œufs. Pour cela, j'ai pesé, avant et après dessiccation, deux lots de 40 œufs provenant d'une même ponte, le premier 2 jours après la ponte, le second après 20 jours de développement. La dessiccation est faite à l'étuve à 110° C durant 12 heures. Les résultats suivants ont été obtenus :

Poids moyen d'un œuf	Après 2 jours de développement	Après 20 jours de développement
Avant dessiccation	0,44 mg	0,70 mg
Après dessiccation	0,18 mg	0,18 mg

Le poids sec de l'œuf reste le même au cours de cette phase du développement, bien que son poids vif ait fortement augmenté ; sa teneur en eau passe de 59 % à 74 %. L'augmentation de poids de l'œuf correspond donc à une absorption d'eau.

L'observation *in vivo* permet de déceler dans quelles parties de l'œuf s'emmagasine l'eau absorbée. Les enveloppes de l'œuf, molles à la ponte, durcissent en 2 à 4 jours, et l'œuf devient sub-sphérique ; le vitellus est alors séparé de la membrane vitelline par un petit espace périvitellin. A la fin de la phase d'absorption d'eau, le volume du vitellus a augmenté beaucoup plus que celui de l'espace périvitellin, et, approximativement, les 2/3 de l'eau absorbée sont emmagasinés dans le vitellus et dans l'embryon, le reste l'étant dans l'espace périvitellin. De ce fait, la teneur en eau de la masse vitelline et des cellules embryonnaires, inférieure à celle de l'œuf entier, passe de 52 % à 60 % du début à la fin de la phase d'absorption. Le vitellus cesse d'augmenter de volume à la fin de la phase d'absorption d'eau ; il diminue ensuite de volume pendant la phase de métamérisation du prosoma, en rejetant dans l'espace périvitellin une grande quantité de liquide, que l'embryon réabsorbe en grande partie lors de la phase d'organogenèse larvaire.

L'augmentation du diamètre des œufs a été notée chez quelques autres *Phalangiidae*. Chez *Platybunus bucephalus*, d'après Immel (1955), le diamètre des œufs passe de 0,55 mm à la ponte à 0,58 mm après 8 jours de développement, pour atteindre 0,64 mm et se stabiliser à cette valeur après 10 jours de développement. Chez *Phalangium opilio* et *Platybunus triangularis*, Hencking (1888) et Moritz (1957) ont noté une augmentation de taille des œufs, sans toutefois la chiffrer ni la localiser dans le développement. Ce phénomène n'est donc pas exceptionnel chez les *Phalangiidae*, et il est peut-être général dans cette famille.

L'absorption d'eau par les œufs est un phénomène connu chez de nombreux Insectes ; les travaux publiés depuis la première observation de Réaumur ont été passés en revue, notamment, par Buxton (1932) et Matthée (1951).

b. Optimum hygrométrique du développement embryonnaire.

L'optimum hygrométrique du développement embryonnaire a été recherché en soumettant des lots d'œufs d'une même ponte à différentes humidités relatives, la température étant maintenue à 11°5 C. Les humidités relatives nécessaires ont été réalisées au moyen de solutions sursaturées de différents sels non toxiques, et de solutions de potasse de concentrations différentes. Les sels non toxiques utilisables sont assez peu nombreux ; ils ont cependant permis de constituer l'échelle d'humidités relatives suivante, valable à 11°5 C ;

$(NO_3)_2$ Ca	56 % H.R.
Cl Na	77 % H.R.
Cr_2 O_7 K_2	86 % H.R.
Cl K	87 % H.R.
NO_3 K	95 % H.R.

Ces pourcentages d'humidité relative ont été calculés à l'aide des données d'O'Brien (1948) établies pour plusieurs températures, de Todd (1949), de Solomon (1951), et d'Auzou (1953).

Les solutions de potasse suivantes ont été préparées d'après les indications et les tables de Solomon (1951).

Nombre de grammes de KOH par 100 gr d'eau	Humidité relative à 11°5 C
7,5 g	95 %
10,5 g	92,5 %
13,3 g	90 %
16,0 g	87,5 %
18,6 g	85 %
21,2 g	82,5 %
23,8 g	80 %

Ces solutions se sont révélées non toxiques pour les phases de développement postérieures à la première.

Le taux d'humidité relative égal à 100 % est obtenu avec de l'eau distillée en milieu hermétiquement clos.

Les expériences ont été faites dans des cristallisoirs rectangulaires de 3 litres de contenance, à bords rodés, fermés par une plaque de verre, l'étanchéité de la fermeture étant assurée par de la lanoline. Chaque cristallisoir reçoit 300 cm^3 d'eau distillée ou d'une des solutions précédentes, puis est laissé 24 heures à 11°5 C afin que l'équilibre s'établisse.

Trois lots de 20 œufs sont déposés à même le fond de coupelles en verre placées sur un support dans l'atmosphère de chaque cristallisoir. Dans les cristallisoirs renfermant de l'eau distillée, des œufs sont, de plus, mis dans des coupelles sur du papier Joseph très humide, ou immergés dans l'eau. Deux cristallisoirs identiques sont préparés pour chaque humidité relative.

Une première série d'expériences portant sur la durée totale du développement embryonnaire a donné les résultats suivants :

— Les œufs soumis à une humidité relative de 100 % se développent normalement et éclosent.

— Les œufs immergés dans l'eau se développent normalement, éclosent, et présentent une phase d'absorption d'eau identique à celle des œufs maintenus à 100 % d'humidité relative.

— Les œufs soumis à une humidité relative de 95 % présentent un développement normal, et la phase d'absorption d'eau n'est pas perturbée.

— A 87 % d'humidité relative, le développement embryonnaire est allongé, il dure de 97 à 150 jours ; les œufs présentent une dépression traduisant un déficit en eau ; 20 à 50 % des œufs n'éclosent pas, bien que les embryons soient normaux.

— A 77 % et 56 % d'humidité relative, les œufs se dessèchent.

L'optimum hygrométrique global du développement embryonnaire, défini comme le taux d'humidité relative qui ne produit aucune déshydratation des œufs et ne perturbe ni le développement, ni la phase d'absorption d'eau, s'étend donc de 95 à 100 %.

Une seconde série d'expériences a été faite en soumettant les œufs à différentes humidités relatives au moment du premier stade de chacune des phases du développement embryonnaire, excepté la première. Elle a permis de montrer les faits suivants :

— L'optimum hygrométrique est compris entre 95 et 100 % à chaque phase du développement.

— Le taux d'humidité relative létal diminue du début à la fin du développement. A la phase II, les humidités relatives égales ou inférieures à 90 % arrêtent le développement d'une partie des embryons. Aux phases suivantes, le taux d'humidité relative létal est voisin de 82 % ; les humidités relatives comprises entre 85 et 92,5 % ralentissent le développement et déshydratent partiellement les œufs ; une partie des ces œufs éclôt, cependant, et donne des jeunes normaux et viables.

La durée de la résistance des œufs à la dessiccation a été précisée dans un cas. Deux lots de 25 œufs ont été soumis, après 25 jours de développement à 11°5 C en atmosphère saturée en vapeur d'eau, à une humidité relative de 77 %, durant 52 jours. A la fin de l'expérience les œufs sont au même stade de développement qu'au début, et présentent une dépression importante révélant une déshydratation partielle. Remis en atmosphère saturée, 88 % des œufs reprennent leur développement ; une grande partie éclôt et donne des jeunes normaux. La durée moyenne de leur développement est de 135 jours, mais compte tenu des 52 jours d'expérience pendant lesquels le développement a été bloqué, ce dernier s'est accompli en 83 jours, soit une durée très voisine de la durée normale.

En conclusion, l'optimum hygrométrique reste égal ou supérieur à 95 % au cours du développement embryonnaire ; le taux d'humidités relative létal diminue du début à la fin du développement.

B. — Etude écologique de la période embryonnaire d'un Opilion troglophile.

J'ai fait cette étude chez *Ischyropsalis luteipes*, à partir d'exemplaires récoltés dans la grotte de Touasse-Peyrou.

1. Relations entre la température et le développement.

a. Echelle des températures compatibles avec un développement embryonnaire normal.

Des pontes d'*I. luteipes*, placées dans des boîtes de Pétri sur du papier filtre gorgé d'eau, sont soumises durant tout le développement à des températures s'échelonnant de — 15° C à + 25° C. Les résultats suivants, résumés dans la figure 47, ont été obtenus :

— La température létale supérieure est 21° C ; elle provoque un arrêt irréversible du développement et la disjonction des grains de vitellus.

— La température létale inférieure est comprise entre 0° C et - 2° C ; elle provoque la formation de cristaux de glace dans le mucus qui entoure l'œuf, et arrête le développement ; cet arrêt ne devient irréversible que s'il dure quelques semaines ; entre-temps, un certain nombre d'œufs reprennent leur développement s'ils sont mis à 11°5 C, mais présentent parfois des monstruosités.

— L'échelle des températures compatibles avec le développement embryonnaire normal s'étend de 3° C ± 1 à 20° C ; dans cette zone de températures, pratiquement 100 % des œufs éclosent, et aucune monstruosité n'a été observée chez les 1500 œufs expérimentés.

— L'optimum thermique global du développement est voisin de 18° C ; la durée du développement est de 28 à 29 jours à cette température.

— Une zone supra-optimale de températures tératogènes n'a pu être mise en évidence ; il serait nécessaire, cependant, d'expérimenter des températures ne différant entre elles que de quelques dixièmes de degré pour pouvoir affirmer qu'une telle zone, même extrêmement étroite, n'existe pas.

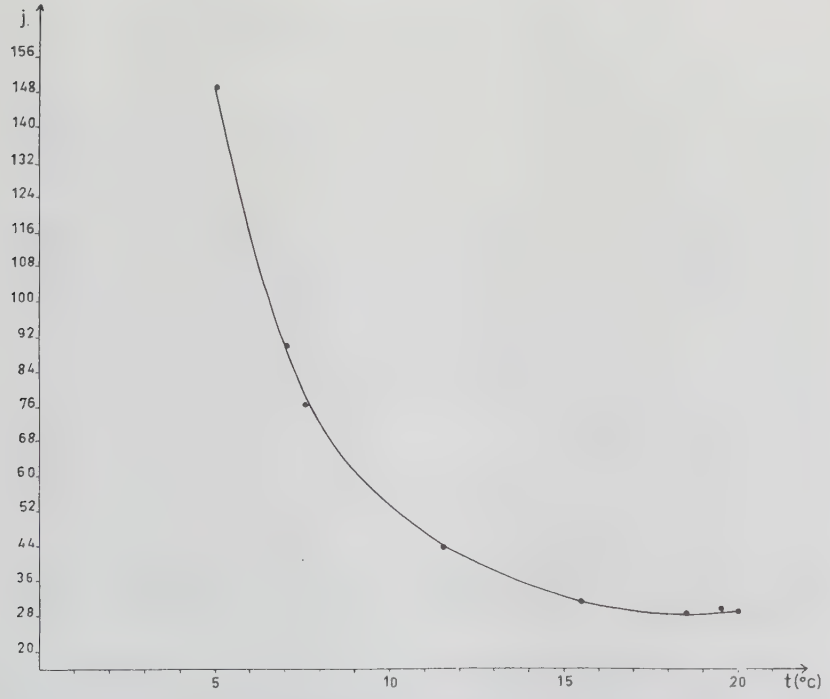


Fig. 47. — Durée du développement embryonnaire d'*I. luteipes* en fonction de la température ; *j.* = durée en jours ; *t.* = température.

L'étendue de l'échelle des températures compatibles avec le développement embryonnaire normal explique que les œufs soient aptes

à se développer dans des milieux frais très divers, notamment, pendant toute l'année dans les grottes, et, pendant presque toute l'année, dans les autres biotopes.

b. Variation de l'optimum thermique au cours du développement embryonnaire.

Les variations de l'optimum thermique au cours du développement sont peu importantes, et nettement inférieures à celle d'*Odiellus gallicus*. Egal à 18° C environ pendant les phases I et II, l'optimum thermique atteint seulement 20° C aux phases suivantes. On note, par contre, une augmentation assez importante de la température létale supérieure, qui passe de 21° C aux phases I et II à 25° C aux phases III et IV, et à 27° C à la phase V. A partir de la phase III, les températures supra-optimales bloquent le développement d'un certain nombre d'embryons et le ralentissent légèrement chez les autres, en provoquant parfois de petites malformations des cæcums digestifs ; celles-ci résultent, le plus souvent, d'arrêts de développement locaux, les plus faibles étant compatibles avec l'éclosion et le développement nymphal.

2. Relations entre l'humidité et le développement.

a. Absorption d'eau par le mucus.

Les œufs des *Ischyropsalis* sont isolés de l'atmosphère par une masse de mucus, qui leur transmet l'eau qu'il absorbe, et les protège des variations de faible amplitude du taux d'humidité relative de l'atmosphère.

Le mucus, peu volumineux, filant et blanchâtre à la ponte, augmente rapidement de volume et devient translucide. Les résultats suivants précisent la période d'absorption d'eau et la quantité d'eau absorbée par le mucus d'une ponte de 13 œufs d'*I. superba* ; la ponte est pesée à différents intervalles de temps ; le poids du mucus est calculé, en retranchant du poids global de la ponte, le poids des œufs obtenu en fin d'expérience, l'erreur due à leur augmentation de poids étant négligeable.

Intervalle séparant la pesée de la ponte..	12 h.	14 h.	1 j.	2 j.	4 j.	6 j.	10 j.
Poids du mucus en mg	27,4	138	388	590	625	645	650

Le mucus a donc absorbé 20 fois son poids d'eau 2 jours après la ponte, et 25 fois son poids environ après 6 jours de développement ; l'absorption cesse pratiquement à ce moment.

b. Absorption d'eau par les œufs.

Le diamètre moyen des œufs d'*Ischyropsalis luteipes*, maintenus à 13° C, augmente du début à la fin du développement. L'augmentation est continue ; le diamètre de l'œuf passe de 0,85 mm à 0,95 mm de la ponte à la fin de l'inversion, puis à 1,10 mm à la fin de la phase d'organogenèse larvaire. Cette augmentation, qui correspond

à une absorption d'eau, n'est donc pas limitée à une période déterminée du développement comme chez *Odiellus gallicus*. Pendant la phase d'organogenèse larvaire, l'absorption d'eau par l'embryon existe, cependant, chez les deux espèces ; chez *O. gallicus* elle se fait exclusivement à partir du liquide périvitellin, tandis que chez *I. luteipes*, elle se fait à partir de l'eau emmagasinée dans le mucus, et se signale par l'augmentation de taille des œufs.

Chapitre II.

FACTEURS ÉCOLOGIQUES ET PÉRIODE NYMPHALE.

Une différence importante existe entre les conditions écologiques exigées par le développement nymphal d'une espèce épigée, telle qu'*Odiellus gallicus*, et celles d'une espèce troglophile, telle qu'*Ischyropsalis luteipes* ; elle réside dans le taux d'humidité relative requis par chacune d'elles. Deux expériences ont permis de le démontrer.

— Des nymphes 2 d'*O. gallicus* et d'*I. luteipes* ont été mises à 11°5 C, à l'obscurité, soit en atmosphère très proche de la saturation en vapeur d'eau, sur du papier Joseph très humide, soit en atmosphère non saturée (90 à 95 % H.R.), un petit morceau de papier filtre humide étant mis un court instant tous les jours pour que les animaux boivent. Le facteur qui diffère dans les deux cas est donc la teneur en vapeur d'eau de l'atmosphère.

On constate que les nymphes d'*I. luteipes* vivent et muent régulièrement en atmosphère presque saturée, tandis que celles d'*O. gallicus* meurent au bout de quelques jours, l'abdomen distendu vraisemblablement par un excès d'absorption d'eau, ou le corps recouvert de gouttelettes d'eau, si elles ont mué.

Les nymphes d'*O. gallicus* ne vivant pas à l'obscurité complète dans les conditions naturelles, ce facteur pourrait être considéré comme responsable de leur mort dans les expériences précédentes. En fait, des deuxièmes nymphes de cette espèce mises à la lumière du jour, en atmosphère presque saturée, à 16° C, meurent de la même façon.

Il est assez vraisemblable que la distension excessive de l'abdomen provienne d'une absorption d'eau incontrôlée à travers le tégument. Cette perméabilité du tégument est bien mise en évidence par la facilité avec laquelle les *Phalangiidae* se déshydratent ; en un ou deux jours, en effet, ils présentent un abdomen entièrement frippé.

Les téguments d'*O. gallicus* sont plus minces et plus mous que ceux d'*I. luteipes* ; il serait donc nécessaire de rechercher s'ils n'ont pas une structure spéciale, et, en particulier, s'ils ne sont pas dépourvus de couche cireuse ; l'absence de cette dernière pourrait expliquer, en effet, la facilité du passage de l'eau à travers le tégument.

Chapitre III.

FACTEURS ÉCOLOGIQUES ET REPRODUCTION.

Il est maintenant nécessaire de rechercher dans quelle mesure certains facteurs écologiques sont susceptibles d'influencer la fécondité, et si quelques-uns d'entre eux peuvent modifier la taille des œufs. Dans ce domaine, on sait que l'influence de la quantité et de la qualité de la nourriture a été démontrée (House 1961, Hurpin 1962) ; une diminution de la quantité de nourriture ou des modifications du régime alimentaire des adultes ou des larves provoquent, en effet, une diminution du nombre des œufs pondus. J'étudie, ici, l'influence de la température, les autres facteurs étant maintenus constants.

A. — Influence de la température sur la fécondité.

1. *Scotolemon lespesi.*

La recherche de l'optimum thermique de la ponte, et des températures compatibles avec celle-ci, a été faite à partir de 180 individus récoltés en Avril 1963 à Aubert (Ariège). Les animaux ont été répartis en lots de 10 (5 ♂ et 5 ♀) et mis dans des boîtes d'élevage identiques ; trois lots sont soumis à chacune des températures suivantes : 4° C, 7° C, 12° C, 16° C, 20° C et 23° C.

Le nombre d'œufs pondus à chaque température, au bout de deux mois d'expérience, est le suivant :

Température	Nombre d'œufs
4° C	0
7° C	15
12° C	24
16° C	56
20° C	17
23° C	0

On constate donc que la ponte ne se produit ni à 4° C, ni à 23° C ; ce résultat s'est confirmé chez des animaux gardés 6 mois à ces températures.

Un des lots maintenus à 4° C a été mis à 6° C après la fin de l'expérience ; les femelles ont alors pondu quelques œufs, ce qui indique que la température qui inhibe la ponte est inférieure à 6° C. L'échelle des températures compatibles avec la ponte s'étend donc, au moins, de 6° C à 20° C.

L'optimum thermique de la ponte, température à laquelle le nombre d'œufs pondus est maximum, est voisin de 16° C.

L'arrêt de la ponte se produit donc en hiver dans les conditions naturelles lorsque la température est voisine de 4° C ou inférieure ; ceci s'est notamment réalisé en Décembre 1961 et Janvier 1962 dans la station de Moulis (fig. 4). En été, en revanche, toutes les températures enregistrées dans cette station permettent la ponte, et les conditions optimales y ont été réalisées en Juillet, Août et Septembre 1962.

2. *Ischyropsalis luteipes.*

Des recherches identiques aux précédentes ont été faites chez *I. luteipes* en soumettant une série de 19 femelles, provenant de Touasse-Peyrou et de la grotte du Tuc d'Audoubert, pendant 2 mois aux températures suivantes : 1°C ± 2, 4°C, 6°C, 11°5 C, 16°C, 20°C et 23° C. Le nombre de pontes et d'œufs par ponte de chaque femelle sont portés dans le tableau n° 14.

Tableau n° 14.

Température	1° C		4° C			6° C			11°5 C			16° C			20° C		23° C		
Numéro des ♀	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Nombre d'œufs par ponte	0	0	20 12 16 ——	15 22 12 10 ——	0	29 19 21 25 ——	27 20 18 15 10 9 14 14 ——	20 28 18 19 14 18 ——	22 16 27 11 10 16 7 22 23 21	22 18 21 24 22 24 18 19 ——	16 17 18 15 13 15 ——	10 15 10 18 10 13 15 ——	16 25 11 13 25 11 11 ——	17 18 15 10 20 9 14 13 ——	27 16 22 7 13 7 8 5 ——	15 19 9 ——	0	0	0
Nombre de pontes	0	0	3	4	0	4	8	6	10	8	6	7	7	8	8	3	0	0	0
Nombre total d'œufs	0	0	48	59	0	94	127	117	175	168	94	91	112	116	105	44	0	0	0

Ces résultats montrent que l'échelle des températures compatibles avec la ponte s'étend de 4° C à 18-20° C environ. Aux températures extrêmes, certaines femelles pondent, d'autres ne pondent

pas, et un certain pourcentage d'œufs ne se développe pas, bien que tous les œufs soient mis à 11°5 C. L'optimum thermique est assez difficile à préciser ; il semble voisin de 11° C ± 5. De ces résultats, il ressort que les températures enregistrées dans la grotte de Touasse-Peyrou permettent une reproduction abondante pendant toute l'année ; dans les mousses, en revanche, la ponte cesse en hiver lorsque la température est inférieure à 4° C environ, tandis qu'en général les températures estivales permettent la ponte.

B. — Influence de la température sur la taille des œufs.

J'ai obtenu des résultats positifs chez *O. gallicus*, en ce qui concerne l'influence de la température sur la taille des œufs.

Chez cette espèce les femelles de récolte, et les femelles d'élevage ayant accompli un cycle de développement annuel normal, pondent des œufs dont le diamètre moyen est de 0,95 mm un jour après la ponte.

J'ai accéléré le cycle vital de plusieurs femelles, en soumettant des œufs pondus en Octobre 1960 à 12°C, puis les jeunes qui sont éclos à 16°C, de sorte que j'ai obtenu des femelles qui ont pondu en Avril-Mai 1961, soit 5 à 6 mois plus tôt que dans la nature. Dans ces conditions, les œufs ont un diamètre moyen de 0,80 mm, seulement, un jour après la ponte. Les variations individuelles de diamètre des œufs sont petites et les nombres suffisamment élevés pour que cette différence soit significative. Il est à noter que les intervalles entre les pontes sont plus courts dans le cas expérimental que dans le cas normal.

Une autre expérience a montré que les températures comprises entre 12° C et 18° C ne provoquent pas de modifications de la taille des œufs quand seule la phase adulte leur est soumise.

La diminution du diamètre des œufs ne résulterait donc pas de l'action directe de la température sur la période adulte, mais serait liée au raccourcissement du cycle vital provoqué par des températures supérieures à celles que les animaux subissent dans la nature. Le mode d'action de ces températures est hypothétique ; elles peuvent, notamment, soit agir directement sur la quantité de vitellus déposée, ou sur la durée du dépôt du vitellus, soit perturber les mécanismes endocrines qui règlent la vitellogenèse et le déclenchement des pontes.

RÉSUMÉ DE LA QUATRIÈME PARTIE.

1. Relations entre la température et le développement embryonnaire.

— *Chez Odiellus gallicus,* les œufs se développent en hiver dans le sol bien que la température de ce dernier soit assez longtemps voisine de 1° C ; ils ne présentent aucun arrêt de développement, mais se développent d'autant plus lentement que la température est plus basse.

L'échelle des températures compatibles avec le développement embryonnaire s'étend de 4° C à 15° C environ, et l'optimum thermique global est 12° C ou 13° C. La résistance des œufs au froid est très grande, de l'ordre de 1 à 2 mois ½ à — 8° C ± 4. Des températures supra-optimales relativement basses, comprises entre 15-17° C et 23° C environ, sont tératogènes. Ces caractéristiques traduisent une adaptation du développement embryonnaire aux conditions de température de la période froide de l'année.

L'optimum thermique augmente progressivement au cours du développement embryonnaire, et passe de 11° C à 25° C. Une zone supra-optimale de températures tératogènes est mise en évidence, qui suit une évolution parallèle à celle de l'optimum thermique ; de 16-18°C à 23°C aux phases I et II, elle s'élève, en effet, progressivement, pour atteindre de 27-28° C à 31-32° C au début de la phase V.

— *Chez Liobunum rotundum et Phalangium opilio,* l'optimum thermique du développement embryonnaire est respectivement de 22° C et de 25° C. Ceci montre que l'optimum thermique des espèces dont le développement embryonnaire se fait en été est plus élevé que celui des espèces chez lesquelles il se fait en hiver.

— Chez *Ischyropsalis luteipes,* l'échelle des températures compatibles avec le développement s'étend de 3° ± 1 à 20° C environ, et l'optimum thermique est voisin de 18° C.

2. Relations entre l'humidité et le développement embryonnaire.

— Chez *O. gallicus,* le diamètre et le poids des œufs augmentent jusqu'à la fin de la phase II. Ce phénomène correspond à une absorption d'eau, dont les deux tiers vont s'emmagasiner dans le vitellus et les cellules de l'embryon. Cette absorption se fait à partir de l'eau à l'état liquide, ou à partir de la vapeur d'eau de l'atmosphère si cette dernière est saturée ou assez proche de la saturation. L'optimum hygrométrique reste supérieur à 95 % pendant toute la durée

du développement embryonnaire, mais la résistance des œufs à la dessiccation augmente au cours de ce dernier.

— Chez *I. luteipes*, le diamètre des œufs augmente de façon continue au cours du développement. L'absorption d'eau se fait à partir de l'eau emmagasinée par le mucus dans les premiers jours qui suivent la ponte.

3. Relation entre l'humidité et le développement nymphal.

Le développement nymphal d'une espèce troglophile (*I. luteipes*) s'accomplit en atmosphère presque saturée de vapeur d'eau, tandis que celui d'une espèce épigée (*O. gallicus*) n'est pas possible dans ces conditions ; l'obscurité ne joue pas un rôle déterminant.

4. Influence de la température sur la fécondité et sur la taille des œufs.

L'échelle des températures compatibles avec la ponte s'étend de 6° C à 20° C chez *S. lespesi*, et 4° C à 18-20° C chez *I. luteipes ;* les pontes sont donc possibles presque toute l'année dans les mousses, et toute l'année dans les grottes. La fécondité dépend de la température ; le nombre maximum d'œufs est obtenu aux environs de 16° C chez *S. lespesi*, et semble-t-il de 6° C à 16° C chez *I. luteipes*. Chez *O. gallicus* l'accélération du cycle vital par la température entraîne une diminution du diamètre des œufs.

CINQUIÈME PARTIE.

TEMPÉRATURE ET TÉRATOLOGIE EXPÉRIMENTALE.

Après l'étude de l'influence de la température sur la vitesse de développement et sur la fécondité, il convient d'étudier, en détail, l'action de ce facteur sur la morphogenèse. J'ai signalé, en effet, lors de la recherche de l'optimum thermique de chaque phase du développement embryonnaire d'*Odiellus gallicus*, que la température peut produire des malformations complexes. L'intérêt de l'étude de ces monstruosités est singulièrement renforcé du fait que des malformations simples et dans l'ensemble prévisibles peuvent être obtenues en faisant agir des températures tératogènes pendant des périodes déterminées du développement embryonnaire.

La possibilité de produire des monstruosités à l'aide d'un facteur externe, efficient à des intensités réalisées une partie de l'année dans le biotope d'un animal, est un premier point important. On sait, en effet, que le plus souvent les monstruosités ont été obtenues à l'aide de facteurs expérimentaux auxquels les animaux ne sont point soumis dans les conditions naturelles, ou qu'ils ne subissent pas aux intensités utilisées (rayons X, rayons ultra-violets, gaz toxiques, cautérisations, greffes). Les possibilités expérimentales précédemment mises en évidence sont liées à la faible intensité des températures tératogènes, qui résulte du fait que le développement embryonnaire se déroule normalement à des températures correspondant à celles de la période froide de l'année.

La rareté des monstres dans la nature est due à la létalité des embryons, et au fait que les monstruosités ne pourraient se produire qu'au cas où des œufs seraient pondus en dehors de la période normale de ponte, c'est-à-dire par des adultes échappant au cycle saisonnier de l'espèce, qui est extrêmement régulier.

Les conclusions relatives à l'origine des monstruosités obtenues par cette méthode sont donc, sans conteste, applicables aux cas spontanés.

Un autre point important réside dans le fait que la méthode utilisée a permis de produire des monstruosités qui n'étaient connues chez les Arthropodes que par des cas spontanés extrêmement rares (symélie, hétérosymélie, cyclopie, polymélie).

L'étude de toutes les anomalies provoquées aux différentes phases du développement embryonnaire dépasserait le cadre de ce travail.

J'étudie, donc, exclusivement les monstruosités produites par la température lors de la phase de formation de la bandelette germinative ; ce sont, d'ailleurs, les plus intéressantes.

Les principales monstruosités provoquées sont : la symélie, l'hétérosymélie, la cyclopie, la polymélie et la schistomélie. En premier lieu, je rappelle la définition des différents termes. La *symélie* est la fusion de deux appendices appartenant à la même paire ; chez les Vertébrés, elle est antérieure ou postérieure, chez les Arthropodes, elle intéresse une ou plusieurs paires d'appendices, qui sont soit des pattes locomotrices, soit des appendices spécialisés (pédipalpes, chélicères chez les Arachnides). L'*hétérosymélie*, terme que j'ai créé en 1963, correspond à la fusion d'au moins deux appendices successifs ; cette monstruosité peut être unilatérale ou bilatérale. La *cyclopie* correspond à la fusion des deux yeux sur la ligne médiane du corps. La *polymélie* se caractérise par l'apparition d'un ou de plusieurs appendices surnuméraires. La *schistomélie* correspond à la ramification d'un appendice ; elle est binaire lorsque l'appendice se divise en deux branches, et ternaire lorsqu'il se divise en trois. Deux anomalies sont dites *associées* lorsqu'elle sont portées par le même animal, et indépendantes l'une de l'autre ; elles sont dites *combinées* lorsqu'elles intéressent le même organe ou le même appendice.

Chapitre I.

PRODUCTION EXPÉRIMENTALE DE SYMÉLIES, DE CYCLOPIES, D'HÉTÉROSYMÉLIES, DE POLYMÉLIES ET DE SCHISTOMÉLIES PAR ACTION DE LA TEMPÉRATURE.

A. — Protocoles expérimentaux communs aux différentes expériences.

Dans le but d'étudier expérimentalement la formation et le développement de ces monstruosités, j'ai soumis des œufs d'*Odiellus gallicus* à 20°C et 23°C, températures comprises dans la zone de températures tératogènes délimitée dans la quatrième partie de ce travail.

Les œufs ont été soumis 25 et 38 jours à ces températures, au cours de la deuxième phase du développement embryonnaire, ce qui permet d'obtenir des malformations déterminées et simples. Les œufs sont maintenus avant et après l'expérience à 11°5 C ; les em-

bryons expérimentés continuent à se développer, sans qu'apparaissent des anomalies autres que celles qui ont été provoquées par la température tératogène. La durée de l'action de la température est relativement longue ; des chocs thermiques courts, de l'ordre de ceux qui produisent des monstruosités chez les Batraciens, ne provoquent aucune anomalie chez *O. gallicus* ; la raison en est peut-être la faible intensité des températures efficaces.

Les œufs utilisés proviennent de pontes déposées à l'automne par des femelles récoltées, prêtes à pondre, dans la station de Toulouse. Les perturbations que pourrait produire l'élevage sont ainsi éliminées, et dans ces conditions, les pontes obtenues mais non utilisées, ainsi que les lots témoins des pontes employées, ne donnent que des embryons normaux. Les œufs de chaque ponte sont répartis en plusieurs lots dont l'un est conservé comme témoin à 11°5 C. Ils sont mis dans des boîtes de Pétri dont le fond est recouvert de papier Joseph maintenu constamment humide.

L'apparition et le développement des malformations sont suivis à la loupe binoculaire en immergeant les œufs dans de l'huile de paraffine le temps de l'observation. Les embryons anormaux poursuivent, en général, leur développement jusqu'à la période larvaire, de sorte que les anomalies provoquées peuvent être étudiées aisément.

B. — Première série d'expériences : recherche des symélies.

Cette série d'expériences a été réalisée dans le but d'obtenir des symélies ; mon attention s'est donc surtout portée sur cette monstruosité. J'ai noté, de plus, un certain nombre d'autres anomalies, mais j'ai réservé l'étude statistique et biologique complète de ces monstruosités pour une deuxième série d'expériences.

Dans cette série d'expériences, 522 œufs, provenant de 5 pontes, ont été utilisés. Chacune des pontes, comptant respectivement 114, 90, 108, 105 et 105 œufs, a été divisée en 3 lots identiques *a*, *b*, et *c*.

Les lots *a* sont gardés à 11°5 C comme témoins ; les lots *b* et *c* sont conservés à 11°5 C du jour de la ponte au jour de l'expérience ; les œufs des lots *b* sont soumis à 20° C soit 6 jours, soit 9 jours après la ponte ; les œufs des lots *c* sont soumis à 23° C également 6 jours ou 9 jours après la ponte. Les œufs expérimentés sont soumis à ces températures pendant 25 jours, puis remis à 11°5 C. Le développement à 20° C et 23° C des embryons qui seront porteurs de monstruosités se ralentit fortement, puis s'arrête aux stades correspondant à la différenciation des somites et des ébauches des appendices, qui se situent du 15e au 20e jour de développement environ à 11°5 C. L'action des températures supra-optimales ne se prolonge donc pratiquement pas au-delà de la deuxième phase.

Les résultats obtenus sont résumés dans le tableau n° 15.

Tableau n° 15.

Lots	T°	Moment	Nombre d'œufs	Nombre d'embryons porteurs de symélies	% de symélies
OG 1 a	11°5		38	0	
OG 2 a	11°5		30	0	
OG 3 a	11°5		36	0	0 %
OG 4 a	11°5		35	0	
OG 5 a	11°5		35	0	
Témoins		Total	174	0	
OG 1 b.....	20°	6 j	38	5	
OG 2 b.....	20°	6 j	30	7	
		Total	68	12	18 %
OG 1 c.....	23°	6 j	38	3	
OG 2 c.....	23°	6 j	30	0	
		Total	68	3	4 %
OG 3 b.....	20°	9 j	36	4	
OG 4 b.....	20°	9 j	35	2	
OG 5 b.....	20°	9 j	35	2	7,5 %
		Total	106	8	
OG 3 c.....	23°	9 j	36	8	
OG 4 c.....	23°	9 j	35	2	
GG 5 c.....	23°	9 j	35	2	
		Total	106	12	11 %
Expérimentés : Totaux			348	35	10 %

T° = température à laquelle sont laissés les témoins, et températures auxquelles sont soumis les œufs expérimentés.

Moment = Nombre de jours après la ponte à partir duquel les œufs sont soumis à la température tératogène.

Aucun embryon porteur d'appendices fusionnés n'a été observé dans les lots témoins ; on peut, donc, en conclure que les lots sur lesquels ont porté les expériences n'auraient donné que des embryons normaux s'ils avaient été soumis à 11°5 C.

Dans les lots mis en expérience, certains embryons sont irréversiblement bloqués aux stades de formation des somites et dégénèrent, d'autres ont un développement normal mais ralenti pendant l'expérience, d'autres, enfin, bloqués aux stades finaux de la deuxième phase, reprennent leur développement à 11°5 C et présentent alors des monstruosités. Des symélies chez trente-cinq embryons (tableau 15), soit chez 10 % environ des embryons, sont ainsi apparues. Le pourcentage des embryons syméliens varie selon le lot et selon la température utilisée, mais dans cette expérience, on ne peut mettre en évidence de relation entre le nombre de cas de symélie et

l'intensité de la température, les variations étant, en effet, à 9 jours inverses de celles observées à 6 jours.

Un facteur externe — une température supra-optimale — est donc suffisant pour produire des symélies chez un nombre assez élevé d'embryons, lorsqu'il agit après la segmentation et jusqu'à la métamérisation de la bandelette germinative.

C. — Deuxième série d'expériences : recherche des différentes monstruosités.

Une deuxième série d'expériences a été réalisée pour préciser les résultats précédents, et étudier en détail les autres anomalies produites.

Dans cette série, 671 œufs ont été utilisés. Ils proviennent de cinq pontes obtenues le 22 et le 30 Octobre 1962, et renfermant 131, 120, 120, 163 et 137 œufs. Chaque ponte est divisée en 5 ou 6 lots de 20 œufs, et les œufs restant, de 17 à 43, sont conservés comme témoins à 11°5 C. Les lots sont conservés à 11°5 C jusqu'au moment des expériences ; ensuite, les lots de trois pontes sont soumis à 23° C pendant 38 jours, 8, 12, 16, 18 ou 20 jours après la ponte ; ceux des deux autres pontes sont soumis à 20° C pendant le même nombre de jours, 6, 8, 10, 12, 14 ou 16 jours après la ponte. Les embryons en apparence normaux, mais dont les appendices étaient disposés de façon anormale autour du corps, ont été déchorionnés, et ainsi des anomalies, difficilement visibles auparavant, ont pu être décelées. Les résultats sont consignés dans les tableaux n° 16 et n° 17.

Tableau n° 16.

Œufs soumis à 20°.

Ponte	Monstruosités	6 j	8 j	10 j	12 j	14 j	16 j	Total	Témoins
OG 62 1	Sy.	4/20	8/20	7/20	1/20	1/20	0	21/120	0/43
	Hs.	1/20	0	1/20	0	1/20	1/20	4/120	0/43
	Poly.	0	0	0	0	0	0	0/120	0/43
	Schis.	0	0	0	0	0	0	0/120	0/43
OG 62 3 b	Sy.	4/20	4/20	4/20	3/20	4/20	0	19/120	0/17
	Hs.	0	0	1/20	1/20	0	1/20	3/120	0/17
	Poly.	0	0	2/20	1/20	1/20	2/20	6/120	0/17
	Schis.	0	0	0	1/20	1/20	0	2/120	0/17
Totaux	Sy.	8/40	12/40	11/40	4/40	5/40	0	40/240	0/60
	Hy.	1/40	0	2/40	1/40	1/40	2/40	7/240	0/60
	Poly.	0	0	2/40	1/40	1/40	2/40	6/240	0/60
	Schis.	0	0	0	1/40	1/40	0	2/240	0/60

Sy. = Nombre de cas de symélie ; Hs. = Nombre de cas d'hétérosymélie ; Poly. = Nombre de cas de polymélie ; Schis. = Nombre de cas de schistomélie.

TABLEAU N° 17.
Œufs soumis à 23°.

Ponte	Monstruosités	8 j	12 j	16 j	18 j	20 j	Total	Témoins
OG 62 2	Sy.	1/20	0	2/20	1/20	0	4/100	0/31
	Hs.	1/20	3/20	3/20	3/20	1/20	11/100	0/31
	Poly.	0	0	1/20	4/20	1/20	6/100	0/31
	Schis.	1/20	0	1/20	1/20	0	2/100	0/31
OG 62 3 a	Sy.	1/20	1/20	0	0	0	2/100	0/20
	Hs.	5/20	3/20	3/20	0	0	11/100	0/20
	Poly.	1/20	1/20	0	1/20	1/20	4/100	0/20
	Schis.	0	1/20	0	0	0	1/100	0/20
OG 62 20	Sy.	3/20	1/20	0	1/20	0	5/100	0/20
	Hs.	1/20	4/20	3/20	0	0	8/100	0/20
	Poly.	1/20	2/20	5/20	3/20	0	11/100	0/20
	Schis.	0	0	4/20	0	0	4/100	0/20
Totaux	Sy.	5/60	2/60	2/60	2/60	0	11/300	0/71
	Hs.	7/60	10/60	9/60	3/60	1/60	30/300	0/71
	Poly.	2/60	3/60	6/60	8/60	2/60	21/300	0/71
	Schis.	1/60	1/60	5/60	1/60	0	8/300	0/71

Sy. = Nombre de cas de symélie ; Hs. = Nombre de cas d'hétérosymélie ; Poly. = Nombre de cas de polymélie ; Schis. = Nombre de cas de schistomélie.

L'examen des résultats résumés dans les tableaux 16 et 17 conduit à la mise en évidence de plusieurs faits.

1°) *Fréquence des symélies.*

Les températures de 20° et 23° C produisent, comme dans la première série d'expériences, un certain nombre de symélies. Ce nombre varie selon la température utilisée ;

— à 20° C, 40 embryons sur 240 présentent des symélies, soit 17 % environ ;

— à 23° C, 11 embryons seulement sur 300 portent cette monstruosité, soit 3,5 % environ.

Ces pourcentages sont semblables à ceux obtenus, lors de la première série d'expériences, dans les lots mis à 20° et 23° C après 6 jours de développement ; ils diffèrent, toutefois, des résultats obtenus dans les lots soumis à ces températures après 9 jours de développement. Cette différence ne semble pas significative ; elle provient, du reste, à 23°C, des résultats obtenus avec un des trois lots seulement, le lot OG 3 c.

L'addition des résultats des deux séries d'expériences confirme, cependant, que le pourcentage de symélies est plus élevé à 20° qu'à 23° C :

— à 20° C, 60 embryons sur 414 sont porteurs de symélies, soit 14 % environ ;

— à 23° C, 26 embryons sur 474 sont porteurs de symélies, soit 5 % environ.

2°) *Fréquence des hétérosymélies.*

Les températures de 23° et 20° C produisent des hétérosymélies chez un certain nombre d'embryons. Le nombre d'hétérosymélies est beaucoup plus élevé à 23° C qu'à 20° C :

— à 23° C, 30 embryons sur 300 présentent des hétérosymélies, soit 10 % ;

— à 20° C, 7 embryons sur 240 présentent cette anomalie, soit 3 % environ.

3°) *Pourcentages relatifs de symélies et d'hétérosymélies.*

A 20° C, il apparaît beaucoup de symélies et peu d'hétérosymélies, tandis que l'inverse se produit à 23° C. Ainsi, on a :

— à 20° C, 14 % de symélies et 3 % d'hétérosymélies ;

— à 23° C, 5 % de symélies et 11 % d'hétérosymélies.

Deux embryons, seulement, présentent les deux monstruosités associées.

4°) *Fréquence des polymélies.*

Des appendices surnuméraires apparaissent chez un certain nombre d'embryons :

— à 20° C, 6 embryons sur 240 portent des appendices surnuméraires, soit 2,5 % ;

— à 23° C, 21 embryons sur 300 présentent cette monstruosité, soit 7 %.

Les polymélies sont donc plus nombreuses à 23° C qu'à 20° C.

5°) *Fréquence des schistomélies.*

Un petit nombre de cas de schistomélies, combinées aux hétérosymélies ou indépendantes de toute autre monstruosité, ont été produits. Un seul des embryons soumis à 20° C porte des schistomélies, tandis qu'à 23° C, 8 embryons sur 300 présentent cette anomalie, soit 3 % environ. Ici, encore, 23° C est la température la plus efficace.

6°) *Epoque de l'intervention du facteur température.*

Il semble que les hétérosymélies puissent être produites un peu plus tardivement que les symélies ; elles sont, en effet, encore obtenues dans les lots soumis 16 et 20 jours après la ponte, respectivement à 20° et 23° C, tandis que les symélies ne sont produites, aux mêmes températures, que dans les lots soumis 14 et 18 jours après la ponte.

Au moment où ils sont retirés des étuves à 20° C et 23° C, tous les embryons tératologiques sont aux stades correspondant à 15-20 jours de développement à 11°5 C ; ils donneront des anomalies iden-

tiques qu'ils aient été expérimentés de 6 à 10 jours ou de 12 à 20 jours après la ponte. Ces faits tendraient à montrer que les températures tératogènes agissent aux stades correspondant à 15-20 jours de développement environ à 11°5 C (stades II_3 et III_3).

Il est, cependant, peu probable que les œufs qui ont donné des anomalies après 18 et 20 jours de développement à 11°5 C aient été réellement aux stades morphologiques correspondants (III_2 et III_3). Il est vraisemblable que ces œufs présentaient, au contraire, un retard de développement ; j'ai, d'ailleurs, déjà signalé que le développement des œufs n'est pas parfaitement synchrone.

Afin d'essayer d'éclairer ce point et de préciser le stade jusqu'auquel il est possible d'obtenir des symélies et des hétérosymélies, j'ai réalisé une troisième série d'expériences, dans laquelle j'ai utilisé pour constituer les lots d'œufs des stades morphologiques visibles sur le vivant.

D. — Troisième série d'expériences : recherche des stades sensibles à l'action de la température.

Des lots d'œufs au même stade morphologique sont soumis à 20° C et 23° C durant 30 jours. Sur le vivant, il est facile de reconnaître les stades III_3, III_2, III_1 et II_3, correspondant à 20, 19, 16 et 15 jours de développement à 11°5, mais il est très difficile de repérer avec certitude les stades antérieurs, ainsi qu'il eût été souhaitable.

Les œufs soumis aux températures indiquées, à partir du stade III_3, (c'est-à-dire lorsque les ébauches des quatre premières paires d'appendices sont de petites formations coniques) se développent normalement et ne présentent pas d'anomalies. Les œufs expérimentés au stade III_2 (c'est-à-dire lorsque les somites sont formés et que les mouvements cellulaires ont commencé) subissent un certain retard dans leur développement ; certains sont irréversiblement bloqués, mais aucun ne présente d'anomalies.

Des anomalies ont été obtenues, en revanche, aux stades III_1 et II_3, c'est-à-dire chez les œufs expérimentés au moment de la différenciation ou juste avant la différenciation des somites.

En conclusion, les anomalies étudiées ne peuvent être obtenues lorsque les ébauches sont visibles ou que les mouvements aboutissant à leur formation sont en cours. Elles sont produites au moment de la différenciation des somites ou juste avant, c'est-à-dire aux stades III_1 et II_3, correspondant à 16 et 15 jours de développement à 11°5 C. C'est une confirmation du fait que les œufs soumis à une température élevée après 18 et 20 jours de développement à 11°5 C, et qui ont donné des monstruosités, présentaient un retard dans leur développement.

CHAPITRE II.

ÉTUDE DES EMBRYONS SYMÉLIENS ET CYCLOPES.

Les différents cas de symélie et de cyclopie obtenus, le mode de fusion des ébauches, les stades du développement des ébauches symèles, les caractères morphologiques des appendices symèles et des yeux anormaux sont successivement étudiés dans ce chapitre.

A. — Différents types d'embryons syméliens et fréquence de ces types.

Les symélies obtenues diffèrent quant aux appendices intéressés, au nombre des appendices fusionnés et à l'intensité des fusions. La méthode employée permet de produire cette monstruosité, mais non de prévoir la localisation de l'anomalie, ni son intensité.

Les embryons syméliens présentent de 1 à 6 paires d'appendices homologues fusionnés (fig. 48 et 49) ; tous les appendices sont donc susceptibles de se fusionner à leur homologue.

Les différents cas de symélie sont produits avec des fréquences différentes. Pour mettre ce résultat en évidence, j'ai groupé les embryons en trois catégories. Dans la première, sont rangés les embryons dont l'appendice ou les appendices symèles sont postérieurs, de sorte que leur bandelette germinative a, au stade IV_4 par exemple, la forme d'un Y (fig. 48). Dans la deuxième, sont classés les embryons dont l'appendice ou les appendices symèles sont situés entre des paires d'appendices non fusionnés ou entre des appendices libres et des yeux normaux ; leur bandelette germinative a la forme d'un X (fig. 49). Dans la troisième, sont classés les très rares embryons cyclopes et ceux dont la cyclopie s'accompagne de la fusion d'appendices antérieurs ; leur bandelette germinative a la forme d'un λ.

Les différents cas obtenus sont portés dans les tableaux n° 18, 19 et 20.

Des résultats contenus dans ces trois tableaux, certaines conclusions se dégagent nettement.

1°) La fusion d'une seule paire d'appendices, pattes locomotrices, pédipalpes ou chélicères a été obtenue.

2°) Les cas de symélie limitée à une seule paire d'appendices sont plus rares que les cas portant sur plusieurs paires : 12 cas seulement sur 87.

3°) La fusion de plusieurs paires d'appendices postérieurs (pattes locomotrices) est beaucoup plus fréquente que la symélie des

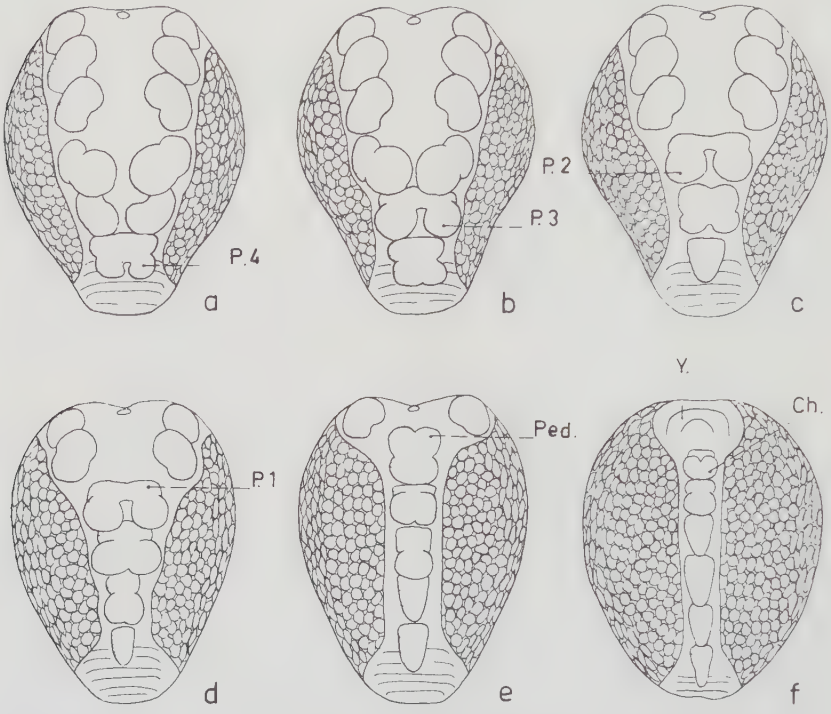


Fig. 48. — *Odiellus gallicus*. Différents types d'embryons syméliens à bandelette en Y. — *a*. Symélie des P. 4. — *b*. Symélie des P. 4. et des P. 3. — *c*. Symélie des P. 4, des P. 3 et des P. 2. — *d*. Symélie de toutes les pattes. — *e*. Symélie de toutes les pattes et des pédipalpes. — *f*. Symélie des pattes, des pédipalpes, des chélicères et cyclopie.

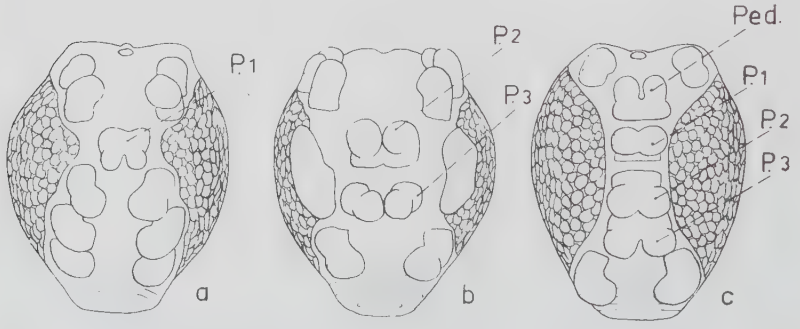


Fig. 49. — *Odiellus gallicus*. Différents cas de symélie chez des embryons à bandelette en X. — *a*. Symélie des P. 1. — *b*. Symélie des P2 et P3. — *c*. Symélie des pédipalpes et des 3 premières paires de pattes.

appendices disposés entre des paires normales (61 cas contre 17), qui elle-même est plus fréquente que la symélie des appendices antérieurs.

TABLEAU N° 18.

Embryons à bandelette en Y.

N. emb. sym. P4 (1)	6
N. emb. sym. P4, P3	10
N. emb. sym. P4, P3, P2	19
N. emb. sym. P4, P3, P2, P1	13
N. emb. sym. P4, P3, P2, P1, Ped	12
N. emb. sym. P4, P3, P2, P1, Ped., Chel.	1
N. emb. sym. P4, P3, P2, P1, Ped., Chel., Yeux (2)	5
Total des embryons symèles :	66

(1) N. emb. sym. P4... = Nombre d'embryons ayant les pattes 4 fusionnées... Ped. = Pédipalpe ; Chel. = Chélicères.

(2) La fusion des yeux est comprise dans cette statistique car elle résulte du même mécanisme.

TABLEAU N° 19.

Embryons à bandelette en X.

N. emb. sym. Chel	1
N. emb. sym. P1	2
N. emb. sym. P2	1
N. emb. sym. P3	2
N. emb. sym. Chel., Ped	1
N. emb. sym. P2, P3	4
N. emb. sym. Chel., Ped., P1	1
N. emb. sym. Ped., P1, P2	2
N. emb. sym. P1, P2, P3	1
N. emb. sym. Ped., P1, P2, P3	2
Nombre total d'embryons porteurs de symélies :	17

Abréviations comme dans le tableau n° 18.

TABLEAU N° 20.

Embryons à bandelette en λ.

N. embryons cyclopes	2
N. embryons fusion Yeux, Chel.	1
N. embryons fusion Yeux, Chel., Ped., P1	1
Nombre total d'embryons porteurs de fusions :	4

Abréviations comme dans le tableau n° 18.

4°) La symélie des pattes locomotrices est plus fréquente que celle des pédipalpes et des chélicères, et la fréquence des cas de symélie

diminue assez régulièrement des pattes 4 aux chélicères. Le relevé suivant, des cas de symélie des différents appendices, met ce phénomène bien en évidence :

Appendice	Nombre de cas chez les embryons en Y	Nombre de cas chez les embryons en X	Nombre de cas chez les embryons en λ	Total
P4.....	66	0	0	66
P3.....	60	8	0	68
P2.....	50	9	0	59
P1.....	31	8	1	40
Ped.	18	6	1	25
Chel.....	6	3	2	11

B. — Différents types d'embryons cyclopes.

Des résultats du tableau n° 18, il ressort que cinq cas de cyclopie sont apparus chez des embryons ayant tous les appendices symèles. La cyclopie apparaît ici, comme la manifestation extrême du processus donnant des symélies ; il y a, en somme, fusion complète des deux moitiés de la bandelette germinative. Deux cas de cyclopie accompagnée de microphthalmie, et associée à la symélie d'une ou de trois paires d'appendices antérieurs, ont également été obtenus (tableau n° 20). La cyclopie peut être, cependant, indépendante de toute symélie ; deux cas de ce type ont été observés (tableau n° 20), et sont identiques au cas spontané décrit chez *Lacinius ephippiatus* par Cirdei (1955).

C. — Formation des ébauches symèles.

1. Modifications de la forme de l'embryon.

Le premier effet des températures tératogènes sur des œufs à la deuxième phase du développement embryonnaire, qui donneront des embryons monstrueux, est de ralentir leur développement, puis de l'arrêter aux stades II_3 à III_3, aussi bien chez les œufs soumis 25 jours que 38 jours à ces températures. Ces dernières provoquent, de plus, chez de nombreux embryons, une déformation de la masse vitelline et des couches cellulaires qui la recouvrent ; l'ensemble, embryon et masse vitelline, ne ressemble plus à un ovoïde un peu aplati face dorsale (fig. 20, III_1), mais à un diabolo, une poire, ou un cylindre plus ou moins irrégulier. Ces déformations sont le plus souvent accompagnées d'une forte réduction de volume de la masse vitelline, de sorte que l'espace périvitellin et le liquide qu'il renferme sont plus importants qu'ils ne devraient l'être.

2. Fusion des ébauches des appendices.

Les symélies deviennent visibles dès le début de la croissance des ébauches des appendices (stades III_3 et IV_1).

Chez les embryons normaux au stade IV_1, les ébauches des appendices sont triangulaires vues de face, et disposées en deux bandes parallèles de part et d'autre de la ligne médio-ventrale (fig. 21, et 56 *b*) ; chez les embryons tératologiques, par contre, elles sont plus ou moins fusionnées sur la ligne médio-ventrale. Chez l'embryon représenté figure 48 *c*, par exemple, les ébauches de trois paires d'appendices postérieurs sont fusionnées ; celles des pattes de la quatrième paire sont fusionnées en un massif cellulaire unique, conique ; celles des pattes de la troisième paire le sont jusqu'à la moitié de leur hauteur, et forment un massif à deux sommets ; celles de la seconde paire ne sont fusionnées que dans leur partie basale. L'examen de la figure 48 montre que, dans le cas des embryons à bandelettes germinative en Y, l'intensité des fusions diminue assez régulièrement des ébauches symèles postérieures aux antérieures. Chez les embryons à bandelette en X qui possèdent trois ou quatre paires d'appendices symèles, les appendices extrêmes sont fusionnés sur une moins grande longueur que les appendices intermédiaires.

La fusion totale de deux appendices s'accompagne souvent d'une réduction de volume de l'ébauche symèle, qui peut devenir plus grêle que l'ébauche normale d'un seul appendice. C'est notamment le cas pour les appendices postérieurs des embryons en Y qui présentent un grand nombre d'appendices monstrueux (fig. 48 *d* et *e*).

D. — Développement embryonnaire des ébauches symèles, et caractères morphologiques des appendices symèles larvaires et nymphaux.

A partir du stade IV_2, le processus de fusion des ébauches est achevé. Les ébauches sont plus ou moins fusionnées l'une à l'autre, mais le rapport de la longueur de leurs parties fusionnées à celle de leurs parties libres va être considérablement modifié par leur croissance en longueur ; celle-ci se fait, en effet, selon un gradient dont le centre de croissance est vraisemblablement situé dans la zone subterminale de l'appendice embryonnaire.

Sept exemples ont été choisis pour illustrer le mode de fusion et les conséquences des divers degrés de fusion sur la structure des appendices larvaires et nymphaux. Tous les cas intermédiaires existent entre les degrés de fusion choisis, mais il ne paraît pas nécessaire d'en donner la description.

1. Symélie limitée aux articles basaux de deux appendices locomoteurs.

L'exemple décrit est relatif aux pattes de la première paire d'un embryon dont les quatre paires d'appendices locomoteurs sont symèles.

Au stade IV_1, les ébauches des pattes 1 sont rapprochées l'une de l'autre, mais ne sont fusionnées que dans leur tiers basal environ (fig. 50 *a*). Leurs parties distales, libres, s'allongent ensuite beaucoup plus que leurs parties basales fusionnées (fig. 50 *b* et *c*) ; on constate, lorsque la subdivision en articles est faite, que la fusion se limite aux hanches, aux trochanters et à une partie des fémurs,

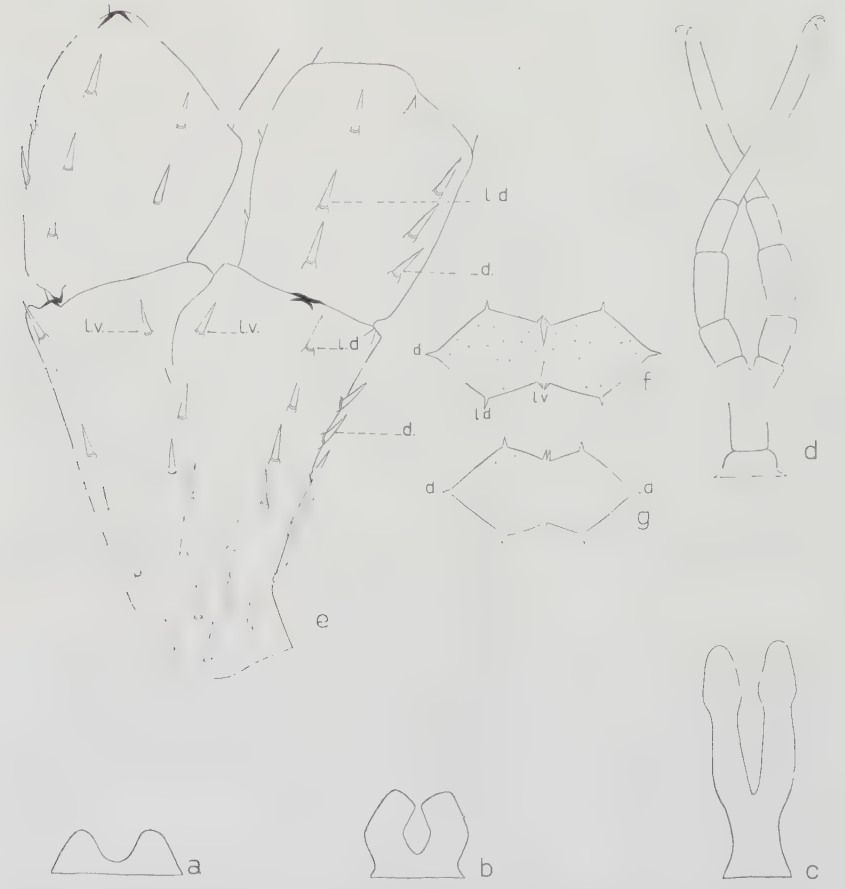


Fig. 50. — Pattes de la première paire fusionnées au niveau des fémurs. — *a*. Fusion des ébauches. — *b* et *c*. Deux stades de la croissance de l'ébauche. — *d*. Appendice symèle après sa subdivision en articles. — *e*. Fusion partielle des fémurs de la nymphe 1. — *f*. Schéma de la section transversale de l'appendice dans la région distale de la partie fusionnée des fémurs. — *g*. Schéma de la section transversale de l'appendice à mi-hauteur des fémurs fusionnés ; *d*. = rangée de poils dorsale ; *l. d*. = rangée de poils latéro-dorsale ; *l. v*. = rangée de poils latéro-ventrale.

les autres articles, patelle, tibia, métatarse, tarse, étant libres (fig. 50 *d*). Le mode de fusion des appendices peut être déduit, au stade Ld3, de la comparaison des fémurs symèles (fig. 50 *e*) avec un fémur normal. Le fémur normal possède cinq arêtes portant chacune une

rangée de poils ; sa coupe transversale est un pentagone, présentant une arête dorsale, une face ventrale, et, de chaque côté, une arête latéro-dorsale et une arête latéro-ventrale. Sur les fémurs partiellement symèles (fig. 50 *e*), on reconnaît cette forme en pentagone et les cinq rangs de poils, dans les deux parties libres distales ; à l'endroit où la fusion commence, les fémurs sont en contact par leur face ventrale, les rangs de poils latéro-ventraux étant nettement séparés (poils *Lv.*, fig. 50 *e* et *f*) ; à mi-hauteur des fémurs, la fusion est un peu plus intense, et les rangées de poils latéro-ventrales sont imbriquées (fig. 50 *e* et *g*) ; à la base des fémurs, le degré de fusion est maximum, et le volume du fémur est réduit, les faces latéro-ventrales étant très étroites.

En conclusion, la fusion des pattes 1 s'est faite par leur face ventrale, article par article.

2. Symélie de tous les articles des pattes, à l'exception de la moitié distale du tarse.

Le cas étudié est relatif à la troisième paire de pattes d'un embryon dont les pattes 2, 3 et 4 sont symèles.

Au stade IV_3, les ébauches sont fusionnées à partir de leur base sur les 3/4 de leur longueur environ (fig. 51 *a*) ; la croissance des parties fusionnées est forte, tandis que celle des parties distales libres est faible (fig. 51 *b* et *c*). On constate, au stade Ld_3, que tous les articles, des hanches aux métatarses, sont fusionnés, mais que les tarses ne sont soudés que dans leur moitié basale (fig. 51 *d*).

L'étude de cet appendice symèle confirme que la fusion des articles se fait par leur face ventrale. Les tarses, dont les cinq rangs de poils sont disposés comme sur les fémurs, sont, en effet, en contact par leur face ventrale au niveau où commence la fusion (fig. 51 *d* et *f*) ; près de la base de l'article, les rangées de poils latéro-ventrales sont disparues et les rangées latéro-dorsales se sont rapprochées l'une de l'autre, de sorte que le volume de cette partie est réduit (fig. 51 *d* et *g*). L'étude des tibias conduit à une conclusion identique. Il résulte de ce mode de fusion que les tibias symèles possèdent 4 condyles à chaque extrémité (fig. 51 *d*), tandis qu'un tibia normal n'en possède que 2 (fig. 51 *e*) ; les mouvements de ces articulations s'opposant, tout mouvement est interdit au tibia. Tous les articles symèles présentent cette disposition, et sont de ce fait immobiles.

3. Symélie totale de deux pattes.

J'étudie les pattes de la quatrième paire d'un embryon dont les deuxième, troisième et quatrième paires de pattes sont symèles.

Au stade IV_3, l'ébauche symèle présente seulement une petite encoche médiane et apicale (fig. 52 *a*) ; l'ébauche s'allonge ensuite sans que l'encoche s'approfondisse (fig. 52 *b* et *c*) ; au stade lar-

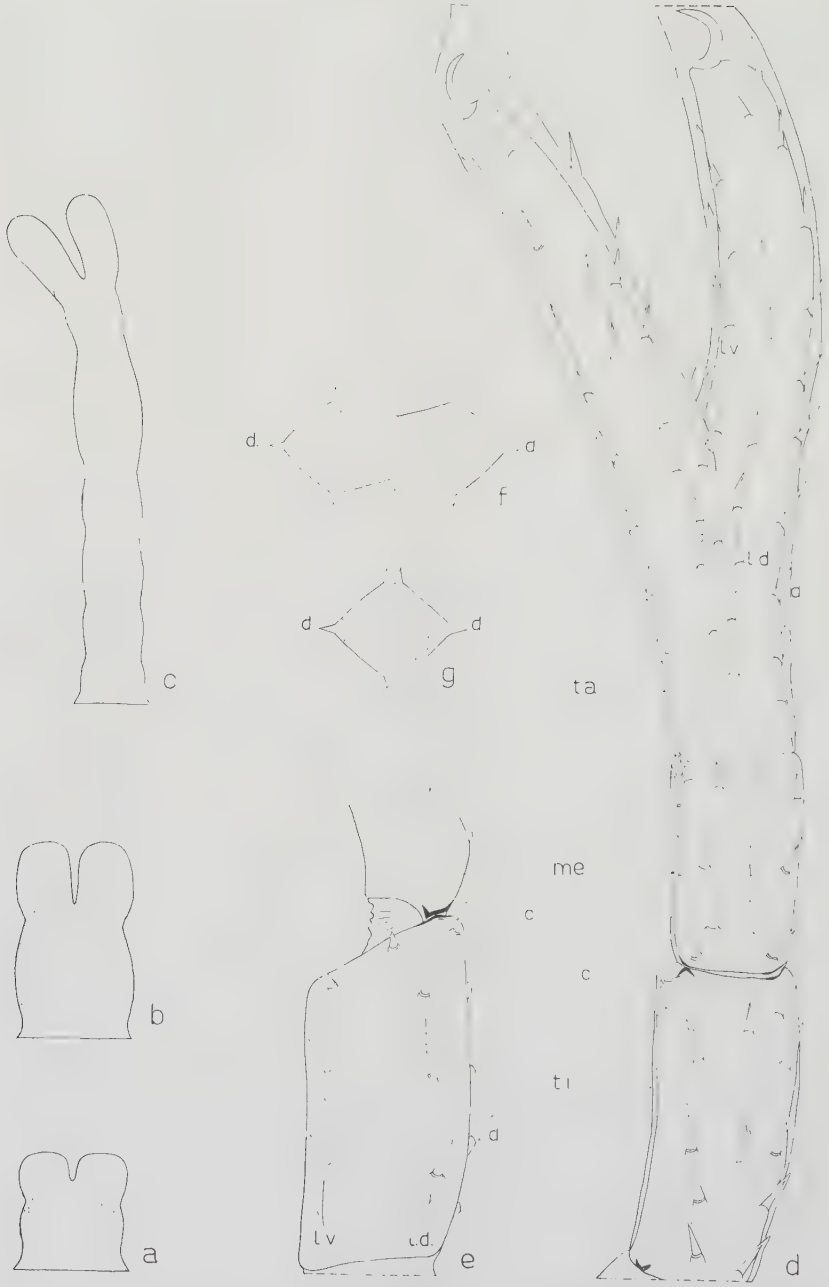


Fig. 51. — Symélie presque totale des pattes de la 3e paire. — *a*, *b*, et *c*. Trois stades de la croissance de l'ébauche symèle. — *d*. Les trois articles distaux de l'appendice monstrueux au stade Ld_3 : tibias et métatarses fusionnés, tarses libres dans leur extrémité distale. — *e*. Tibia normal et son articulation avec le métatarse après la première exuviation ; vue latérale .— *f*. Schéma de la section transversale du tarse, dans la partie distale des régions fusionnées. — *g*. Schéma de la section transversale du tarse à la base des parties fusionnées ; *c*. = condyle ; *d*. = rangée de poils dorsale ; *l. d.* = rangée de poils latéro-dorsale ; *l. v.* = rangée de poils latéro-ventrale ; *me*. = métatarse ; *ta* = tarse ; *ti*. = tibia.

vaire, les appendices sont fusionnés sur toute leur longueur par leur face ventrale ; les griffes, elles-mêmes, bien qu'individualisées, sont soudées à leur base par leur face ventrale (fig. 52 *d*), chacune a, cependant, conservé ses deux tendons ; l'appendice tératologique n'est pas plus gros qu'un appendice normal (fig. 52 *e*). Tous les articles présentent un nombre de condyles double du nombre normal, et sont ankylosés comme dans le cas précédent.

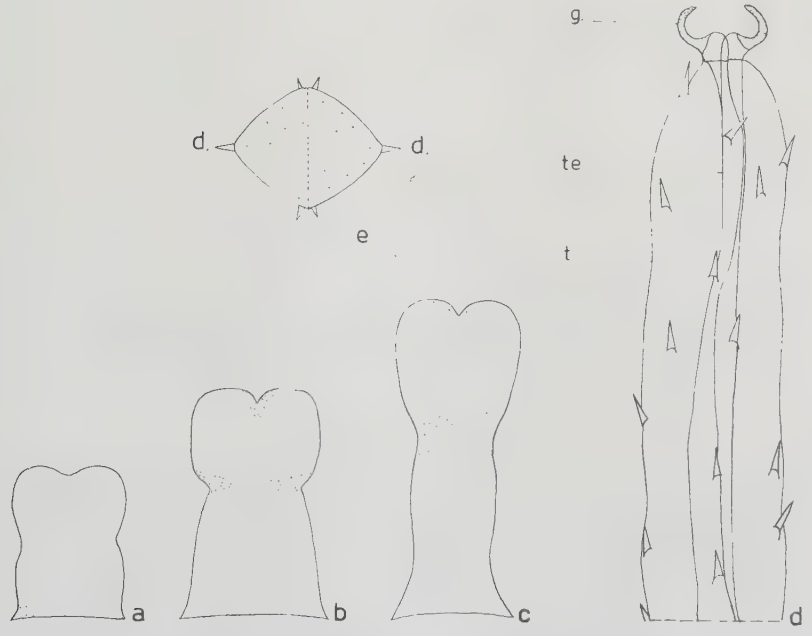


Fig. 52. — Symélie totale des pattes de la 4e paire. — *a*, *b* et *c*. Trois stades de la croissance de l'ébauche symèle. — d. Extrémité du tarse au stade larvaire Lc. — *e*. Schéma de la section transversale de l'appendice au niveau du tarse ; *d*. = rangée dorsale de poils ; *g*. = griffe ; *t*. = tarse ; *te*. = tendon.

4. Symélie totale de deux pattes, accompagnée d'atrophie.

Le cas décrit ici est relatif aux pattes de la quatrième paire d'un embryon dont les pattes 1, 2, 3, et 4 sont symèles.

Au stade IV_1, l'ébauche symèle est conique, beaucoup plus grêle qu'une ébauche normale simple (fig. 53 *a*). Elle s'allonge ensuite (fig. 53 *b*, *c* et *d*), et donne un appendice très grêle dont l'arthrogenèse se fait assez irrégulièrement (fig. 53 *e*) : le fémur, la patelle, le tibia sont reconnaissables, mais le tarse, plat et déformé, est dépourvu de griffe et présente des constrictions anormales ; la chétotaxie est très réduite et aberrante. Le fémur et le tibia ont seuls sécrété leur cuticule nymphale.

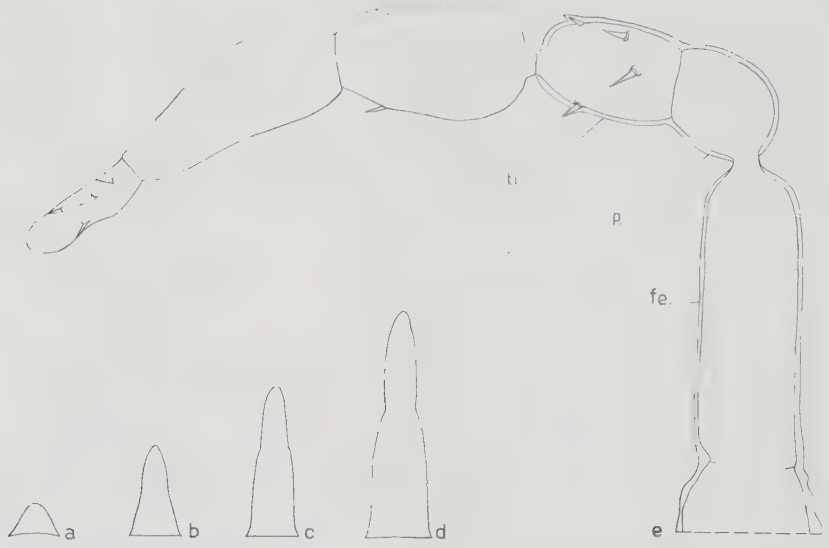


Fig. 53. — Symélie des pattes de la 4e paire accompagnée d'atrophie. — *a*, *b*, *c* et *d*. Différents stades de la croissance de l'appendice symèle. — *e*. Appendice au stade larvaire Ld 2 ; *fe.* = fémur ; *p.* = patelle ; *ti* : tibia.

5. Symélie des pédipalpes.

Deux cas sont rapportés, l'un représentant une fusion très partielle, l'autre une fusion presque totale. Le premier (fig. 54 *a*) a été observé chez un embryon présentant, de plus, des chélicères symèles dont l'article distal est presque disparu ; les hanches du pédipalpe seules sont fusionnées. Le second (fig. 54 *b*) est accompagné de la symélie des pattes 1, 2, 3 et 4 ; les pédipalpes sont entièrement fusionnés, à l'exception de l'extrémité des griffes. Dans ces deux cas, de même que dans tous les autres cas obtenus, les pédipalpes sont fusionnés par leur face ventrale ; dans le cas de fusion presque totale, les protubérances, dentiformes chez la larve et pilifères chez la nymphe, situées sur la face antérieure des pédipalpes, sont soudées deux à deux.

6. Symélie des chélicères.

La symélie des chélicères pose des problèmes très particuliers, provenant, d'une part, du fait qu'au cours du développement embryonnaire les chélicères se déplacent vers l'avant et vers la ligne médio-ventrale du corps, et, d'autre part, du fait que leur extrémité est subdivisée en un doigt fixe, interne, et un doigt mobile, externe.

Chez l'embryon normal, les ébauches des chélicères se forment, grandissent, et se courbent comme celles des autres appendices (stades III_3 à IV_4) ; une fente apparaît à leur extrémité (IV_5 et IV_6), et sépare les territoires du doigt fixe et du doigt mobile, l'un des

sommets étant ventral et l'autre dorsal ; c'est à ce moment que se fait le déplacement des chélicères vers la ligne médio-ventrale et vers l'avant ; il semble que les deux extrémités digitiformes, dont l'une est originellement ventrale et l'autre dorsale, deviennent respectivement latéro-interne et latéro-externe sur la chélicère en place.

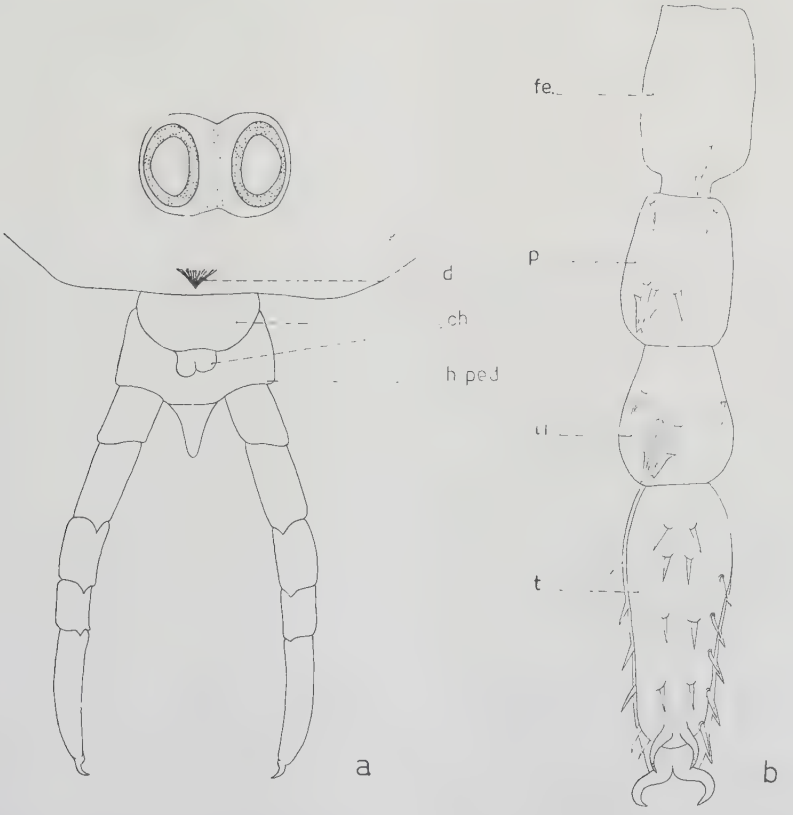


Fig. 54. — Symélie des chélicères et des pédipalpes. — *a*. Symélie totale des chélicères et partielle des pédipalpes. — *b*. Symélie totale des pédipalpes (Ld_2) ; *d*. = dent d'éclosion ; *ch*. = chélicères (symélie suivie de l'atrophie de l'article distal) ; *fe*. = fémur ; *h. ped*. = hanche des pédipalpes ; *p*. = patelle ; *t*. = tarse ; *ti*. = tibia.

Chez les embryons porteurs de symélie des chélicères, la fusion des ébauches chélicériennes se faisant avant que leur déplacement ne commence, il devrait être possible de déterminer leur position originelle. L'exemple rapporté (fig. 55 et Pl. I, 4) a trait à un embryon dont les chélicères, les pédipalpes et les pattes sont symèles ; les articles basaux et distaux des chélicères sont fusionnés, seuls les doigts sont indépendants. La main symèle présente deux doigts articulés, correspondant aux doigts mobiles ; les deux doigts fixes

sont donc disparus ; la face dorsale et la face ventrale de cette main sont dissemblables, comme celles d'une main normale, l'une portant des poils, l'autre en étant dépourvue. Ces caractères prouvent que les chélicères sont fusionnées par la face qui porte le doigt fixe, c'est-à-dire par la face ventrale des ébauches avant que celles-ci n'acquièrent leur position pré-orale. Le doigt mobile et la face latéro-externe correspondent donc à la face dorsale de l'ébauche ; la face

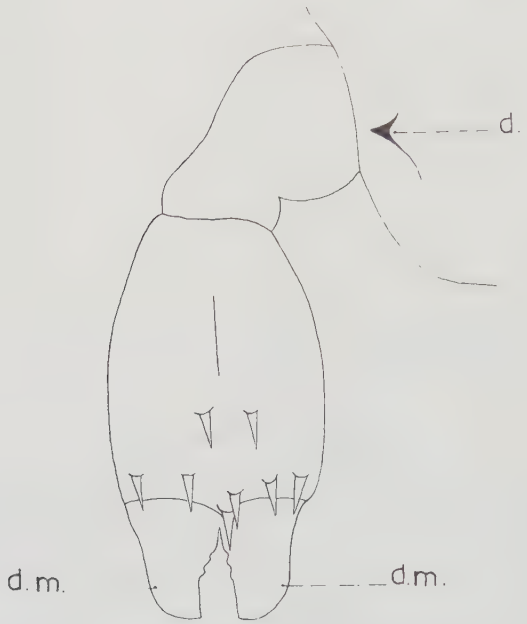


Fig. 55. — Symélie des chélicères ; *d.* = dent d'éclosion ; *d. m.* = doigt mobile.

dorsale (pilifère) de la chélicère correspond à la face antérieur de son ébauche, tandis que la face ventrale (glabre) correspond à la face postérieure. Les chélicères acquièrent donc leur position paramédiane et pré-orale par un déplacement vers la ligne médio-ventrale et vers l'avant, sans rotation.

7. Conclusions.

La fusion des ébauches est précoce ; elle est réalisée lorsque les ébauches commencent à apparaître sur les somites.

La fusion de deux appendices homologues se fait par leur face ventrale ; l'appendice symèle qui en résulte possède donc deux faces dorsales.

Le matériel cellulaire de deux ébauches homologues ne se réorganise pas pour former un appendice harmonieux et fonctionnel, que

leur fusion soit partielle ou totale. Une plus ou moins grande portion des parties ventrales disparaît selon l'intensité de la fusion, tandis que les parties dorsales subsistent avec leurs arêtes, leurs poils et leurs condyles. Le matériel cellulaire ectodermique des ébauches des appendices est donc irrévocablement déterminé au moment de la fusion.

Les appendices symèles sont soudés article par article et leurs articulations sont ankylosées.

Le mode de fusion des chélicères permet de montrer que leur face latéro-externe, qui porte le doigt mobile, correspond à la face dorsale de leur ébauche avant déplacement.

E. — Etude histologique des larves et des nymphes symèliennes.

L'étude de la fusion des ébauches des appendices homologues laisse supposer que la symélie ne se limite pas à la fusion des appendices proprement dits, mais qu'elle intéresse également des organes internes, en particulier les ganglions des appendices correspondants.

— *Chez une nymphe normale*, les neuromères correspondant aux segments qui portent les appendices constituent la partie antérieure de la masse sous-œsophagienne, et leur disposition métamérique est particulièrement nette. En coupe transversale (Pl. I, 5), le neuropile apparaît fusionné dans sa partie dorsale, formant un pont dans lequel les fibres des deux côtés s'échangent ; ventralement, la partie droite et la partie gauche du neuropile sont indépendantes, et séparées par une masse triangulaire de cellules ganglionnaires prolongée vers le haut par une lame conjonctive. Les nerfs des pattes ont une orientation latérale à leur sortie de la masse nerveuse.

— *Chez les larves et les nymphes symèliennes* (Pl. I, 6), la partie droite et la partie gauche des neuromères sous-œsophagiens correspondant à des appendices symèles sont fusionnées, et leur volume est réduit ; les nerfs des pattes, dans les cas de symélie partielle étudiés, sont, cependant, indépendants, mais ils sont presque accolés, et quittent la masse nerveuse dans le plan sagittal.

F. — Apparition et développement de la cyclopie.

Chez les embryons cyclopes, la plaque céphalique ne forme pas, aux stades IV_1 et IV_4, deux masses semi-circulaires transversales comme chez les embryons normaux, mais une plaque circulaire impaire et médiane (fig. 48 *f*) ; les ébauches paires du système nerveux se sont fusionnées en une ébauche médiane, tandis que les ébauches impaires et sagittales (ébauches du stomodéum et du rostre) ont disparu. Aux stades IV_5 à IV_7, un seul repli oculaire, circulaire et médian, se forme, aboutissant à la formation d'un

œil médian de la taille d'un œil normal ; l'ébauche du système nerveux central s'enfonce pour donner une masse nerveuse profondément modifiée.

En conclusion, la cyclopie est induite par le même processus que les symélies. En raison de son mode de formation, la cyclopie est obligatoirement accompagnée de la fusion des deux moitiés du cerveau en une masse unique plus petite qu'un cerveau normal, et de la disparition du stomodéum et du rostre.

G. — Mécanismes embryonnaires perturbés par les températures tératogènes lors de la fusion des ébauches homologues.

Les températures tératogènes bloquent le développement aux stades auxquels se différencient les six somites du prosoma, la plaque céphalique et la plaque anale, c'est-à-dire au début des mouvements cellulaires qui aboutissent à la formation des bourgeons des appendices. La température agit donc avant que les ébauches soient différenciées, et vraisemblablement après qu'elles sont déterminées, en accord avec toutes les données de la tératogenèse.

Les travaux consacrés aux Vertébrés, en particulier ceux de E. Wolff (1936), ont montré que l'apparition d'anomalies localisées, sous l'action d'un agent tératogène agissant sur l'ensemble de l'embryon, provient de la sensibilité différente des ébauches. La température arrête leur développement, puis les ébauches sont éliminées, et cette élimination provoque le rapprochement des ébauches latérales symétriques, suivi de la fusion des parties homologues et de la formation d'un organe impair.

Les expériences précédentes permettent-elles de déterminer les ébauches qui ont été atteintes et les mécanismes embryonnaires qui ont été perturbés, et conduisent-elles à des conclusions analogues ?

L'élimination des ébauches impaires et médianes est un fait. Elle est facile à observer dans le cas du stomodéum et du rostre ; dans la symélie, les parties ventrales des ébauches qui se fusionnent, disparaissent ainsi que l'ébauche médiane qui les séparait.

L'action directe de la température sur les ébauches impaires et médianes, qui découlerait de leur sensibilité particulière à ce facteur, est vraisemblable, en particulier lors de la formation des symélies des pattes postérieures. Le pourcentage élevé des symélies postérieures semble lié à une chronologie particulière des migrations cellulaires, de la ligne médio-ventrale vers les régions latéro-ventrales des somites, contribuant à la formation des bourgeons d'appendices ; chez l'embryon normal, ces migrations commencent à se produire dans la région antérieure, et sont achevées pour les trois somites antérieurs avant de s'être manifestées dans les somites postérieurs (fig. 56 *c*). Les somites postérieurs sont donc à un stade de

développement moins avancé que les somites antérieurs, et, de ce fait, leur territoire médio-ventral peut être plus sensible à la température. L'arrêt de développement provoqué par la température serait donc réversible pour les ébauches des appendices, et irréversible pour les territoires qui les séparent.

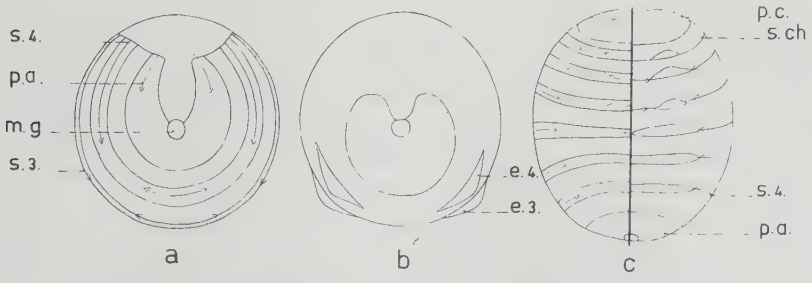


Fig. 56. — Schéma des mouvements cellulaires aboutissant à la formation des bourgeons des appendices ; les flèches indiquent le sens et la longueur des déplacements. — *a.* Mouvements dorso-latéraux et ventro-latéraux sur les somites 3 et 4. — *b.* Aspects des bourgeons à la fin des mouvements cellulaires. — *c.* Schéma montrant la désynchronisation des mouvements ventraux ; *e.* 3 = ébauche des pattes 3 ; *e.* 4 = ébauche des pattes 4 ; *m. g.* = masse génitale ; *p. a.* = plaque anale ; *p. c.* = plaque céphalique ; *s.* = somite ; *s. ch.* = somite chélicérien.

Il se peut, néanmoins, que *la température n'agisse pas seulement directement sur les ébauches médianes intermédiaires,* mais que par suite d'une intervention plus complexe son action aboutisse à l'élimination de ces ébauches et à la formation des symélies. Cette action complexe de la température est, en effet, nettement visible :

1°) La température provoque des déformations de la masse vitelline et de la bandelette germinative, et une réduction du volume du vitellus ; cette dernière apparaît très nettement chez les embryons en poire ou en diabolo ; elle provoque un raccourcissement sensible de l'arc de cercle occupé par certains somites sur le vitellus, raccourcissement qui, par suite de contraintes mécaniques, contribue, peut-être, à l'élimination des ébauches médio-ventrales.

2°) Les températures supra-optimales entraînent des liquéfactions locales du vitellus, qui se traduisent par l'apparition de cavités volumineuses remplies d'un liquide incolore. Une augmentation comparable de la transparence et de la fluidité du vitellus en relation avec l'élévation de la température a été récemment mise en évidence chez *Rana pipiens* par Ringle (1962) ; l'auteur a montré que le vitellus subit des modifications chimiques importantes qui retentissent sur le développement des animaux. Sans présumer des transformations chimiques du vitellus, chez *O. gallicus,* on peut penser que ces liquéfactions locales entraînent des troubles dans les phénomènes d'assimilation qui se déroulent dans les cellules de certaines ébauches soumises à des températures défavorables.

3°) Les cavités du vitellus boursouflent souvent la couche cellulaire qui recouvre le vitellus, ce qui peut entraîner des contraintes mécaniques tendant à rapprocher les ébauches des appendices et à éliminer celles qui les séparent. Cette manifestation apparaît nettement dans l'embryon à bandelette en X, représenté figure 49 *b*. Deux grosses cavités vitellines existent de part et d'autre des ébauches des pattes 2 et 3, et boursouflent, près de la face dorsale de chaque ébauche, la couche cellulaire qui recouvre le vitellus. La présence de ces cavités ne se traduit que de façon assez tardive ; le rapprochement des ébauches des pattes 2 et 3 auquel elles contribuent vraisemblablement n'est terminé qu'au stade IV_2. Il faut préciser, cependant, que des symélies peuvent se produire sans que des cavités de ce type soient présentes.

4°) Chez l'embryon normal, la formation des bourgeons d'appendices est la conséquence de deux migrations cellulaires se produisant en sens opposé sur chaque somite ; la première à se manifester, la plus importante, consiste en des déplacements de cellules, de la région dorsale à la région latéro-ventrale (fig. 56 *a* et *c*) ; la seconde consiste en des migrations, de faible amplitude, de la ligne médio-ventrale à la région latéro-ventrale. Les symélies apparaissent donc comme une exagération des mouvements cellulaires dorsaux, aux dépens des mouvements ventraux. Il est donc possible que la température perturbe ces mouvements, soit en amplifiant les mouvements dorsaux, soit en inhibitant les mouvements ventraux. Il est à noter que la réduction du volume du vitellus peut contribuer à perturber ces mouvements.

5) Les propriétés de la couche ectodermique des ébauches des appendices peuvent être perturbées par la température, et, de ce fait, le phénomène de fusion facilité. Un cas très particulier met cette action en évidence. Chez un embryon (fig. 57 *a* et *b*), les deux pattes 2 sont fusionnées à deux endroits : au niveau des hanches et du trochanter, et au niveau des moitiés basales des tarses, les articles intermédiaires et les parties distales des tarses étant libres. La fusion d'une partie des tarses est vraisemblablement plus tardive que celle des hanches et des trochanters ; elle a dû se produire lorsque les tarses se sont trouvés en contact, au stade IV_3 et IV_4.

En conclusion, les températures supra-optimales provoquent, chez des embryons qui sont soumis globalement à leur action, des monstruosités des appendices relativement simples (symélies), mais leur action est complexe. Elles agissent probablement directement sur les territoires qui séparent les ébauches des appendices homologues ; elles ont aussi des effets sur la forme et l'aspect du vitellus, sur les mouvements cellulaires, sur les propriétés de la couche ectodermique des ébauches, qui peuvent contribuer à provoquer l'élimination des territoires qui séparent les ébauches des appendices homologues. Il est possible que la conjonction de plusieurs facteurs se renforçant les uns les autres (sensibilité des ébauches intermédiaires, con-

traction du vitellus, amplification des mouvements dorsaux ou inhibition des mouvements ventraux, troubles dans l'assimilation du vitellus, contraintes mécaniques provoquées par les cavités du vitellus ou ses déformations) soit nécessaire à la formation des symélies chez cette espèce.

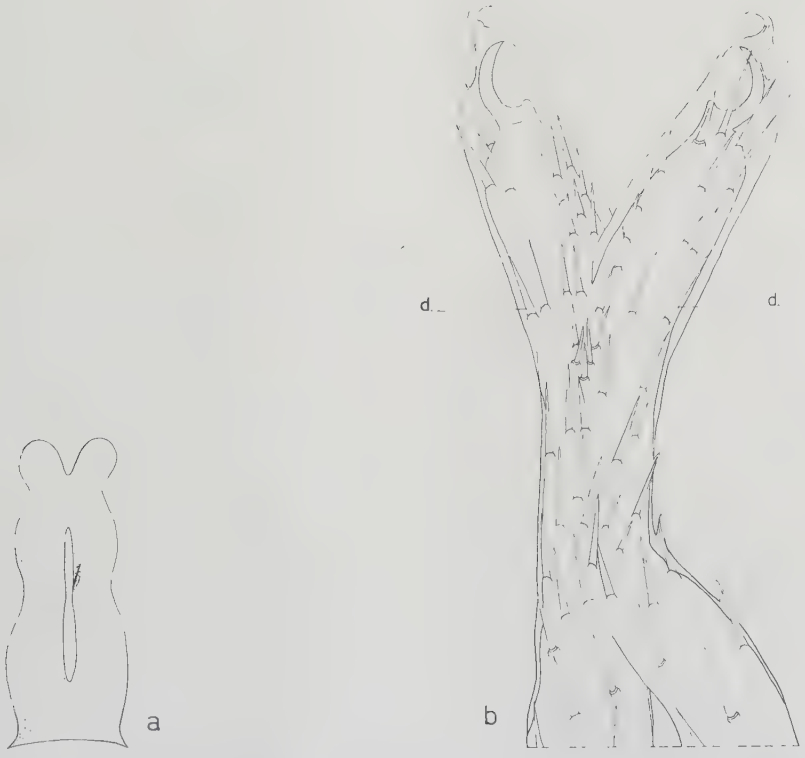


Fig. 57. — *a*. Ebauches des pattes de la 2e paire fusionnées à deux niveaux : à la base et dans la zone subapicale. — *b*. Tarses du stade Ld2 ; *d*. = rangée de poils dorsale.

Des expériences de destructions localisées au moyen d'un thermocautère, de rayons ultra-violets ou de rayons X, analogues à celles qui ont été faites chez les Vertébrés (Wolff, 1936), sont, de toute évidence, nécessaires pour approfondir l'origine des symélies chez cet Invertébré.

H. — Anomalies entraînées par les symélies.

1°) La plus importante de ces malformations apparaît chez les embryons dont la quatrième paire de pattes est symèle.

Au cours du développement embryonnaire normal, les segments de l'opisthosoma se forment en arrière du segment des pattes 4, à

partir de la plaque anale ; au fur et à mesure de leur formation, et au moment de l'inversion de courbure de l'embryon, les parties sternales des trois premiers somites migrent entre les hanches de la quatrième paire de pattes. Elles se télescopent plus ou moins, deviennent triangulaires, et leurs lignes de suture disparaissent (fig. 58 *a* et *b*).

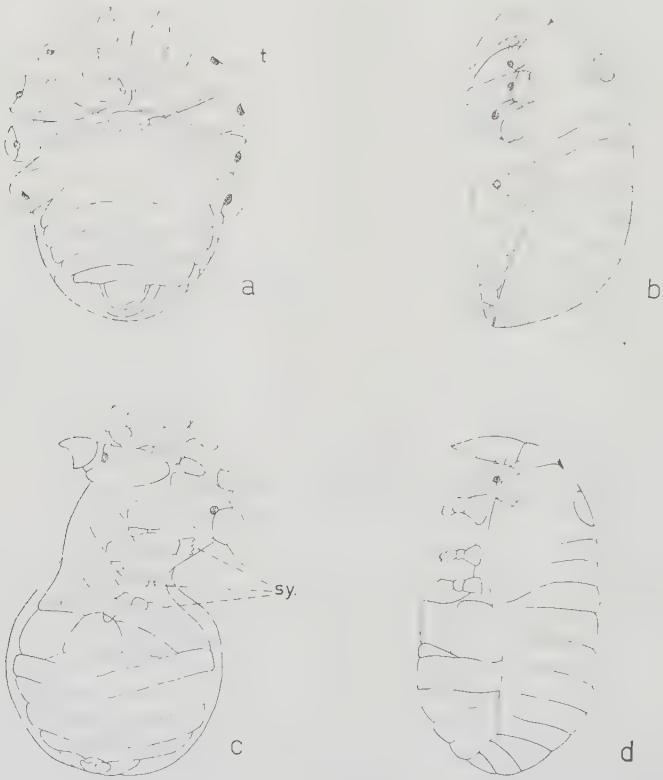


Fig. 58. — Anomalies consécutives à la formation de symélies. — *a*. Larve normale prête à éclore, face ventrale. — *b*. id. face latérale gauche. — *c*. Larve prête à éclore porteuse de symélies aux pattes 2, 3 et 4, face ventrale. — *d*. id., face latérale gauche ; noter la croissance en hauteur des sternites qui n'ont pu migrer entre les ébauches des pattes postérieures ; *sy*. = symélie des pattes 2, 3 et 4 ; *t*. = tache de pigment.

Chez les embryons syméliens, cette migration est impossible du fait de la fusion des hanches des pattes 4 sur la ligne médio-ventrale. Ce déplacement a lieu, cependant, mais il s'effectue en hauteur, en arrière des pattes 4 (fig. 58 *c* et *d*). Les deux premiers somites acquièrent une forme triangulaire presque normale ; leur forme n'est donc pas induite par un autre tissu lors de la migration des sternites, mais provient d'une autodifférenciation, qui se produit même si leur territoire présomptif n'est pas à sa place normale.

2°) Chez les embryons syméliens, la largeur des tergites situés au niveau des pattes symèles est réduite ; ce retrécissement du corps est parfois dissymétrique (fig. 58 *c*). Très souvent, la présence de pattes symèles empêche la courbure ventrale de l'embryon de se produire et provoque une courbure latérale.

Il est à noter que des anomalies sont parfois associées aux symélies, confirmant ainsi qu'un même facteur peut déclencher des monstruosités diverses. Parmi celles-ci, il convient de citer des malformations des cœcums, provenant en général d'arrêts de développement, des anomalies cardiaques, des anomalies de la segmentation abdominale (symphysoméries).

I. — Comparaisons avec les autres Arthropodes.

L'emploi de températures supra-optimales a permis de produire expérimentalement tous les types de symélie, alors que cette monstruosité n'était pratiquement connue, chez les Arthropodes, que par quelques cas spontanés, qu'il est aisé de passer en revue.

Arendsen Hein (1920) a décrit, chez un individu de *Tenebrio molitor*, une fusion des hanches des pattes prothoraciques ; Lupo (1947) a signalé, chez une ouvrière d'*Apis mellifica ligustica*, la fusion des pattes antérieures jusqu'au tibia inclusivement ; Balazuc et Tempère (1958) ont décrit, chez le Coléoptère *Stomis pumicatus*, un individu dont les palpes labiaux sont fusionnés dans leur partie basale ; quelques cas de symélies ont été signalés chez la Drosophile par Hoge (1915), Morgan, Bridges et Sturtevant (1925), Goldschmidt, Hannah et Piternick (1951) ; chez les Opilions j'ai observé (1963 *b*), chez un *Ischyropsalis luteipes* prêt à éclore, la fusion des pattes de la deuxième paire jusqu'au métatarse inclusivement.

Quelques cas ont été obtenus, au cours d'expériences embryologiques chez *Leptinotarsa decemlineata*, par Haget (1950, 1953) ; à la suite de sections transversales du germe avant gastrulation, la fusion des pattes prothoraciques, ainsi que celle des pattes métathoraciques, en effet, ont été observées.

La méthode utilisée a également permis de produire des cyclopies ; cette monstruosité n'a été observée chez les Insectes, d'après Balazuc (1958), que chez les Hyménoptères : *Apis mellifica, Notogonia pompiliformis, Salius exaltatus, Pimpla detrita, Habrobracon juglandis* ; elle est inconnue chez les Myriapodes (Balazuc et Schubart, 1962), et le seul cas signalé, à notre connaissance, chez les Arachnides, est celui de *Lacinius ephippiatus* (Cirdei, 1955).

Chapitre III.

ÉTUDE DES HÉTÉROSYMÉLIES.

Cette monstruosité affecte de façon plus ou moins intense un nombre variable d'appendices, mais tous sont susceptibles de la présenter. De même que pour la symélie, il n'est pas possible de prévoir sur quels appendices l'hétérosymélie apparaîtra, ni l'intensité de la monstruosité.

A. — Différents cas d'hétérosymélie et fréquence.

Les différents cas d'hétérosymélie obtenus au cours de la seconde série d'expériences sont groupés dans les tableaux 21 et 22.

Les principaux résultats obtenus sont les suivants :

1°) Deux, trois ou quatre ébauches successives peuvent se fusionner, de sorte que l'hétérosymélie peut être binaire, ternaire ou quaternaire.

2°) Les hétérosymélies binaires sont les plus fréquentes, ainsi que le précisent les résultats suivants :

Hétérosymélies binaires : 42
Hétérosymélies ternaires : 11
Hétérosymélies quaternaires : 2

3°) Les hétérosymélies sont unilatérales ou bilatérales. Les fusions unilatérales sont plus fréquentes que les fusions bilatérales lorsque l'hétérosymélie est binaire (18 embryons contre 10). Il semble qu'il n'en soit pas de même lorsque l'hétérosymélie est ternaire ou quaternaire (5 embryons ont des anomalies bilatérales, tandis que 4 ont des malformations unilatérales).

4°) Une relation semble exister entre l'intensité de la température et l'apparition des hétérosymélies ternaires et quaternaires ; celles-ci, en effet, ont été obtenues à 23°C et non à 20°C.

5°) Les hérérosymélies binaires ne sont pas également réparties entre les différents appendices. Les fusions des pattes 1 et 2, des pattes 2 et 3, et des pattes 3 et 4, sont relativement rares (2,5 %, 9 %, 2,5 %), tandis que la fusion de la patte 1 et du pédipalpe est de loin la plus fréquente (60 %), celle des chélicères et des pédipalpes étant assez fréquente (26 %).

TABLEAU N° 21.
Hétérosymélies binaires.

Numéros	Moment de l'expérience	Température	Hs. Chel.-Ped,	Hs. Ped.-P1,	Hs. P1-P2	Hs. P2-P3	Hs. P3-P4
OG.62 2	8 j.	23° C	1 g	1 d	0	0	0
«	12 j.	«	1 d	0	0	0	0
«	16 j.	«	0	1 d	0	0	0
«	«	«	0	1 d	0	0	0
«	18 j.	«	1 g, 1 d	0	0	0	0
«	«	«	0	1 d	0	0	0
«	«	«	0	1 g, 1 d	0	0	0
OG.62 3a	8 j.	23° C	0	1 g	0	0	0
«	«	«	0	1 g	0	0	0
«	«	«	1 g	1 d	0	0	0
«	12 j.	«	0	1 g, 1 d	0	0	0
«	«	«	0	1 g, 1 d	0	0	0
«	«	«	0	1 g	0	0	0
«	16 j.	«	0	0	1 d	0	0
«	«	«	0	1 g	0	0	0
«	«	«	0	0	0	0	1 d
OG.62 20	8 j.	23° C	1 d	0	0	0	0
«	12 j.	«	1 g	0	0	0	0
«	«	«	1 d	0	0	0	0
«	16 j.	«	0	1 g	0	0	0
«	«	«	1 g, 1 d	0	0	1 g, 1 d	0
OG.62 3b	10 j.	20° C	0	1 d	0	0	0
«	12 j.	«	0	1 d	0	0	0
«	16 j.	«	0	1 g, 1 d	0	0	0
OG.62 1	6 j.	20° C	0	1 g	0	0	0
«	10 j.	«	0	1 g, 1 d	0	0	0
«	14 j.	«	0	1 d	0	0	0
«	16 j.	«	0	0	0	1 g	0
Totaux			10	24	1	3	1

Total des embryons porteurs d'hétérosymélies binaires : 28.
Total des cas d'hétérosymélies binaires : 39.
Moment de l'expérience = Nombre de jours séparant le moment auquel les œufs sont expérimentés du moment de la ponte.
Hs. Chel.-Ped., etc... = Hétérosymélie Chélicère-Pédipalpe, etc... ; g. = anomalie du côté gauche ; d. = anomalie du côté droit.

6°) Les pattes de la quatrième paire sont très rarement hétérosymèles ; 1 seul cas sur 42 a été observé. Ces pattes présentent assez fréquemment, par contre, une monstruosité (polymélie) qui n'est pas observée aux autres appendices dans les conditions expérimentales utilisées. Cette anomalie sera étudiée au chapitre suivant.

B. — Formation et différenciation des ébauches hétérosymèles.

Un exemple permettra de décrire la formation et le développement des ébauches hétérosymèles. Je choisis un embryon qui présente le pédipalpe droit et la patte 1 droite totalement fusionnés, et le pédipalpe gauche et la patte 1 gauche partiellement fusionnés.

TABLEAU N° 22.

Hétérosymélies ternaires et quaternaires.

Numéro	Moment	Temps	Chel. Ped. P1 P2 P3 P4
OG. 62 2	12 jours	23° C	g
OG. 62 2	12 jours	23° C	d
OG. 62 2	20 jours	23° C	g
OG. 62 20	12 jours	23° C	g
OG. 62 20	16 jours	23° C	g, d
OG. 62 2	16 jours	23° C	g, d
OC. 62 3	8 jours	23° C	g, d
OG. 62 20	12 jours	23° C	g, g, d, d
OG. 62 3	8 jours	23° C	g, d

Nombre d'embryons porteurs d'hétérosymélies ternaires : 8.
Nombre d'embryons porteurs d'hétérosymélies quaternaires : 1.

Au moment de son retrait de l'étuve à 23° C, cet embryon est arrêté au stade III_3 de son développement.

Au stade IV_1 (fig. 59 *a*), les deux parties antérieures de sa bandelette germinative sont plus écartées que normalement, et une grosse cavité pleine de liquide incolore occupe une partie du vitellus, du côté droit. Les ébauches droites du pédipalpe et de la patte 1 sont fusionnées, chacune étant encore reconnaissable, tandis que les ébauches gauches sont indépendantes, mais un peu rapprochées.

Au stade IV_5 (fig. 59 *b*), l'écartement anormal de la partie antérieure de la bandelette germinative se maintient, et la cavité est toujours présente dans le vitellus. Les ébauches droites sont entièrement fusionnées, et leur origine double n'est visible que dans leur zone tout à fait distale ; les ébauches gauches sont indépendantes, mais leurs bases sont contigües.

Au stade suivant (fig. 59 *c*), les ébauches gauches du pédipalpe et de la patte 1 sont soudées à leur base ; l'hétérosymélie est donc devenue bilatérale.

L'hétérosymélie binaire provient donc du rapprochement et de la fusion des ébauches de deux appendices successifs. Dans le cas étudié, l'hétérosymélie partielle semble provenir d'un rapprochement

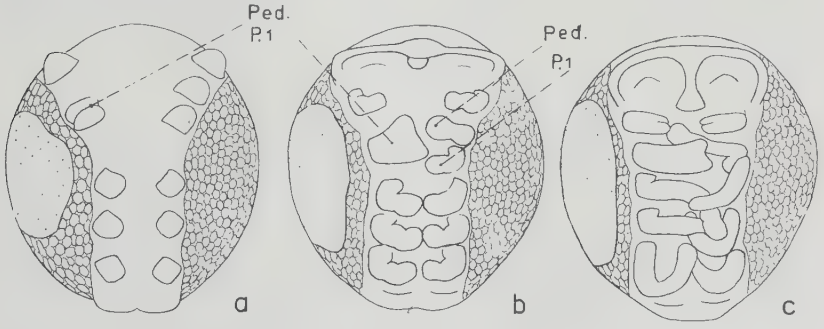


Fig. 59. — Hétérosymélie pédipalpe - patte 1, à trois stades de développement ; *p. 1* = patte 1 ; *ped.* = pédipalpe.

des ébauches plus tardif que dans le cas de fusion totale ; des observations du même ordre sont toutefois nécessaires pour confirmer cette modalité de formation.

C. — Mode de fusion et structure des appendices hétérosymèles.

1. Hétérosymélie pédipalpe-patte 1.

D'après le mode de rapprochement des ébauches au cours du développement embryonnaire, les deux appendices larvaires devraient être fusionnés par leurs faces latérales. Or, dans la plupart des cas, il n'en est rien, ainsi que le montrent quelques exemples.

a. Fusion limitée aux hanches et aux trochanters (fig. 60).

Ce cas, particulièrement démonstratif, a été observé sur une larve qui présente une hétérosymélie bilatérale intéressant les pédipalpes et les pattes 1, limitée aux hanches du côté gauche, aux hanches et aux trochanters du côté droit.

Un caractère précis permet de reconnaître les faces des hanches. Celles-ci présentent, en effet, une tache de pigment orangé dans la région médiane et apicale de leur face ventrale (fig. 58 *a*). Dans le cas de l'hétérosymélie patte 1-pédipalpe droits, la tache de la patte n'est plus dirigée ventralement par rapport à l'animal, mais latéro-postérieurement ; la face ventrale de la hanche a donc tourné de 60 à 90° par rapport à sa position normale. La tache du pédipalpe est dirigée latéro-antérieurement ; le pédipalpe a donc tourné également, mais en sens inverse de la patte.

Les hanches ne sont donc pas soudées par leurs faces latérales, mais pratiquement par leurs faces dorsales. Ce mode de fusion est confirmé par la position des parties libres des appendices, dont les faces dorsales sont vis-à-vis.

b. Fusion d'un grand nombre d'articles, et homologation des articles.

Un exemple est représenté figure 61 *a*. Les tarses sont fusionnés dans leur partie tout à fait basale, par leur face dorsale ; les autres articles sont également fusionnés par leur face dorsale, ainsi que le

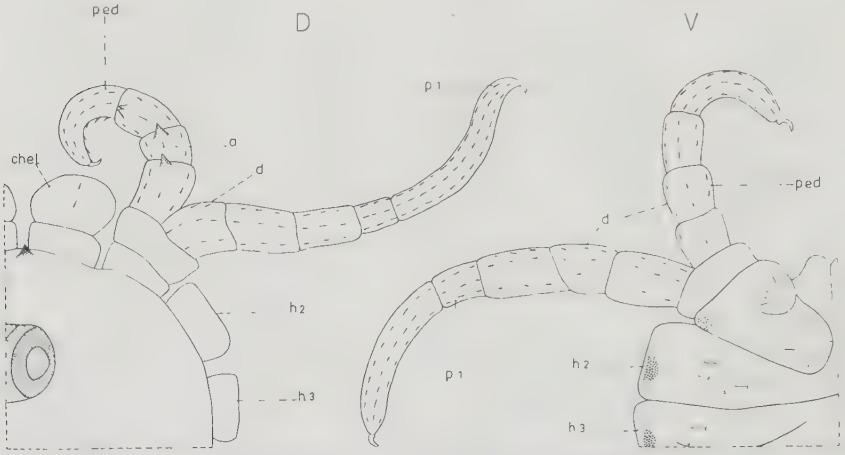


Fig. 60. — Hétérosymélie pédipalpe - patte 1 du côté droit ; hanche et trochanter fusionnés (stade Lc). — D. Face dorsale. — V. Face ventrale ; *a.* = face antérieure ; *chel.* = chélicère ; *d.* = face dorsale ; *h. 2* = hanche de la patte 2 ; *h. 3* = hanche de la patte 3 ; *ped.* = pédipalpe ; *p. 1* = patte 1.

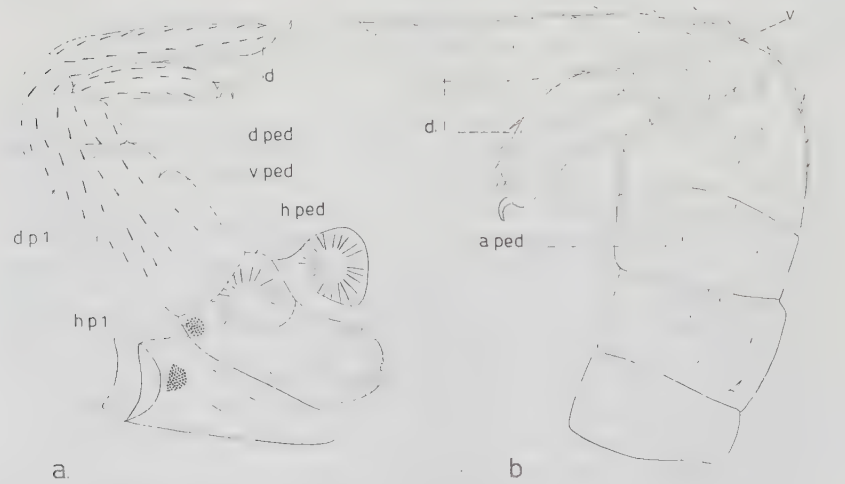


Fig. 61. — Hétérosymélie pédipalpe - patte 1, presque totale. — *a.* Chez un embryon, en vue ventrale (stade Lc). — *b.* Chez un autre embryon, vue dorsale (stade Lc) ; *a. ped.* = face antérieure du pédipalpe ; *d.* = face dorsale des tarses ; *d. ped.* = rangée dorsale de poils du pédipalpe ; *d. p.1* = rangée dorsale de poils de la patte 1 ; *h. p.1* = hanche de la patte 1 ; *h. ped.* = hanche des pédipalpes ; *v. ped.* = face ventrale du pédipalpe.

montrent la position de leurs rangées de poils, et l'orientation des taches de pigment des hanches. Les protubérances dentiformes du pédipalpe, situées sur la face antérieure du fémur, de la patelle et du tibia, dirigées normalement vers l'avant, sont ici, dirigées dorsalement.

La soudure des appendices se fait article par article, bien que la longueur de ces derniers soit différente. Elle entraîne un certain raccourcissement des articles de l'appendice le plus long, et une courbure de l'appendice monstrueux, qui permet à l'appendice le plus long, disposé du côté convexe, d'être ajusté à l'appendice le plus court, disposé du côté concave.

La patte possède un article de plus que le pédipalpe, le métatarse. Ce cas d'hétérosymélie montre que le métatarse se fusionne à la partie tout à fait basale du tarse du pédipalpe ; il faut noter que la longueur de la face dorsale du métatarse s'est considérablement réduite, de sorte que cet article ressemble à un coin enfoncé entre le tibia et le tarse de la patte.

Chez un autre embryon, la patte 1 et le pédipalpe sont fusionnés jusqu'aux tibias y compris ; le tarse du pédipalpe et l'ensemble métatarse-tarse de la patte sont, par contre, indépendants, et donc homologues.

Le tarse du pédipalpe est donc un proto-article, au sens que lui donne M. Vachon (1944, 1947), homologue de l'ensemble tarse-métatarse des pattes.

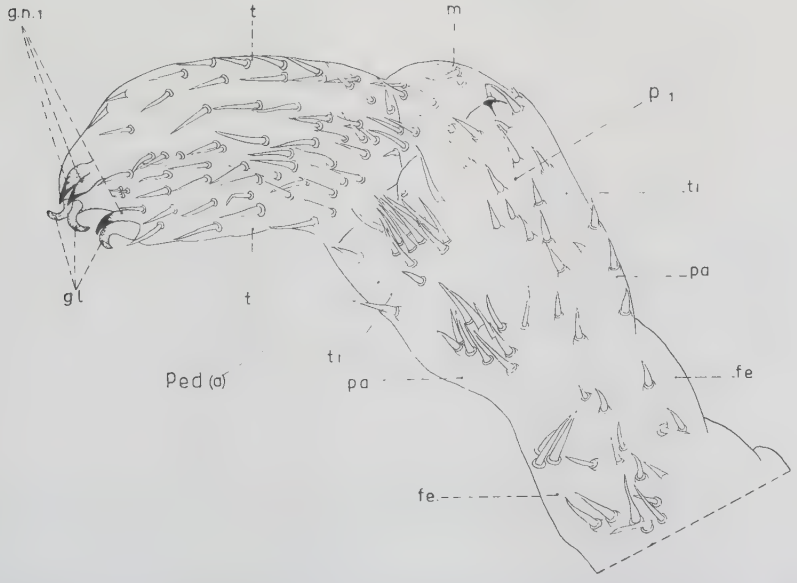


Fig. 62. — Hétérosymélie totale pédipalpe - patte 1 droits, en vue dorsale (stade Ld3) ; seuls les poils nymphaux sont représentés ; *fe.* = fémur ; *g. l.* = griffes larvaires ; *g. n. 1* = griffes de la nymphe 1 ; *m.* = métatarse ; *pa.* = patelle ; *P. 1* = patte 1 ; *Ped.* = pédipalpe ; *t.* = tarse ; *ti.* = tibia.

c. Fusion presque totale.

Ce cas, représenté figure 62, confirme les conclusions précédentes. On note une duplication de la griffe de la patte, représentant un cas de schistomélie combiné à l'hétérosymélie ; des cas semblables seront étudiés au chapitre IV.

2. Hétérosymélie chélicère-pédipalpe.

Cette monstruosité correspond à la fusion de deux appendices très différents. Les chélicères, en effet, sont courtes et formées de trois articles seulement : l'article basal, la main et le doigt mobile ; les pédipalpes sont longs, et formés de cinq articles.

Ainsi que nous l'avons vu, la fusion se fait entre articles homologues, de sorte que la fusion de ces deux appendices permet d'établir les homologies entre les différentes parties des chélicères et les articles des pédipalpes.

a. Fusion presque totale.

Dans l'appendice monstrueux représenté figure 63, le pédipalpe et la chélicère sont fusionnés sur presque toute leur longueur ; seuls,

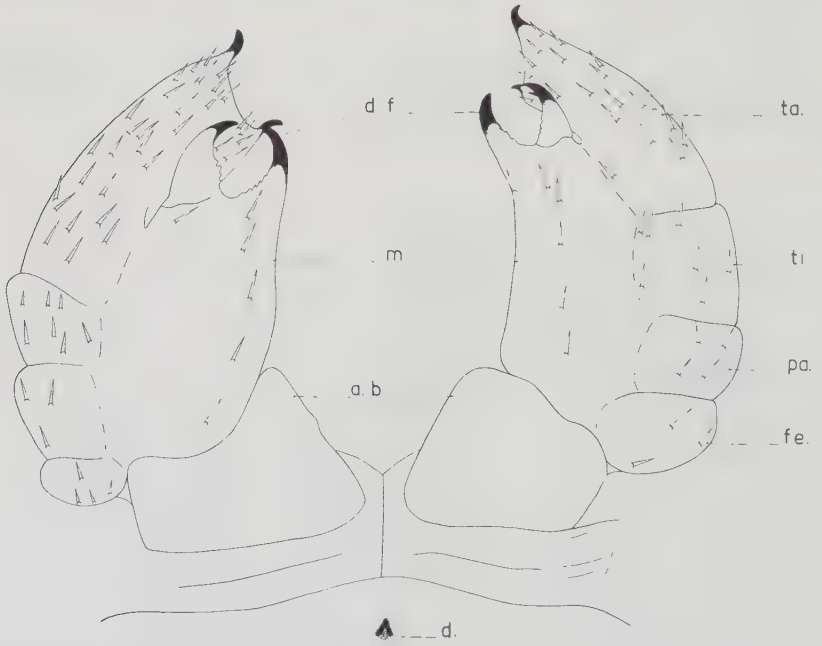


Fig. 63. — Hétérosymélie chélicère-pédipalpe, en vue frontale ; *a. b.* = article basal de la chélicère ; *d.* = dent d'éclosion ; *d. f.* = doigt fixe ; *fe., pa., ti., ta.* = fémur, patelle, tibia et tarse du pédipalpe ; *m.* = main de la chélicère.

le doigt fixe et le doigt mobile de la chélicère, et la partie distale du tarse, sont libres. La partie terminale du tarse est divisée en deux parties identiques portant chacune une griffe bien constituée.

L'appendice ainsi formé est recourbé du côté de la chélicère, c'est-à-dire du côté de l'appendice le plus court ; l'ajustement complet de la longueur du pédipalpe à celle de la chélicère s'accompagne du raccourcissement et de l'élargissement des articles du pédipalpe.

La fusion des deux appendices ne s'est pas faite par les faces qui sont vis-à-vis chez la larve normale. Le pédipalpe est, en effet, fusionné par sa face dorsale, d'une part à la face latéro-externe de la main, c'est-à-dire à la face dorsale de l'ébauche des chélicères, et, d'autre part, à la face latéro-postérieure de l'article basal des chélicères correspondant à la face dorso-postérieure de leur ébauche ; le pédipalpe fait donc un angle voisin de 90° avec sa position normale.

Le tarse, sauf dans sa partie distale, est fusionné avec la partie distale de la main, doigt fixe non compris ; le tibia et la patelle sont fusionnés avec une grande partie de la moitié basale de la main ; le fémur est fusionné avec la partie tout à fait basale de la main ; le mode de fusion de ce dernier article est difficile à observer, mais elle ne fait plus aucun doute lorsque l'on fait jouer l'articulation main-article basal de la chélicère, le fémur restant solidaire de la main. Le trochanter et la hanche sont soudés à l'article basal de la chélicère.

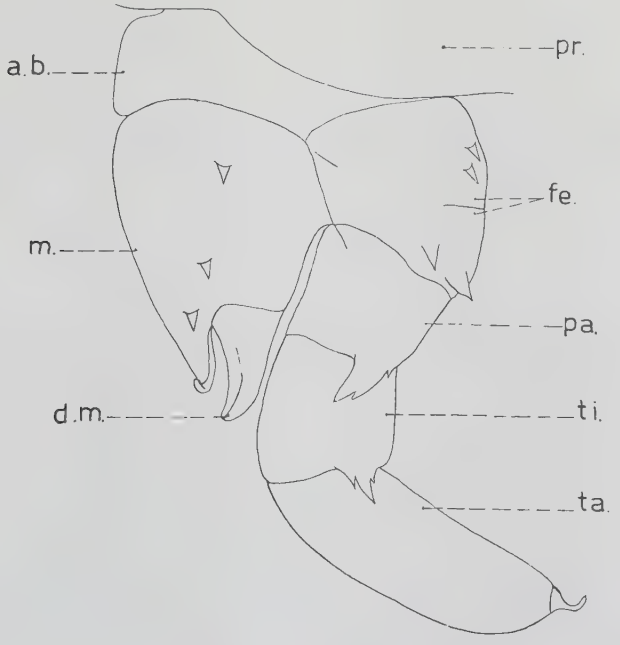


Fig. 64. — Hétérosymélie partielle chélicère-pédipalpe droits, en vue ventrale (stade V_8) ; *a. b.* = article basal de la chélicère ; *d. m.* = doigt mobile ; *fe.* = fémur ; *m* = main ; *pa.* = patelle ; *pr.* = prosoma ; *ti.* = tibia ; *ta.* = tarse.

Il faut noter que les chélicères n'ont pu achever leur rapprochement sur la ligne médio-frontale.

D'autres cas semblables au précédent ont été observés.

b. Fusion partielle.

Dans l'appendice représenté figure 64, le tarse, le tibia et la patelle du pédipalpe, de même que les deux tiers distaux de la main, sont libres ; le fémur est nettement soudé à la partie basale de la main ; la soudure des articles basaux est très difficile à étudier.

c. Homologie des articles des pattes, des pédipalpes et des chélicères.

La fusion des doigts des chélicères avec la partie distale du pédipalpe n'a pas été obtenue. L'homologie des doigts peut, cependant, être déduite des cas d'hétérosymélie presque totale qui ont été obtenus, compte-tenu des conclusions de M. Vachon (1947) sur la nature de la partie terminale du tarse des Arachnides. M. Vachon a montré, en effet, que la région chitineuse, située à la base des griffes, sur laquelle s'insère une double musculature, correspond à un post-tarse ; cet auteur a montré, de plus, sur un cas spontané d'hétérosymélie intéressant une patte-mâchoire et une patte locomotrice d'un Pseudoscorpion, que le doigt mobile est homologue d'un post-tarse. Dans les hétérosymélies presque totales obtenues ici, le doigt mobile et la partie tout à fait distale du tarse des pédipalpes sont libres ; ils sont donc homologues, et correspondent au post-tarse.

Les hétérosymélies binaires obtenues permettent donc d'établir l'homologie des articles des chélicères (appendices très modifiés), des articles des pédipalpes (appendices peu modifiés) et des articles des pattes, en particulier de ceux des pattes postérieures, qui sont, ainsi que M. Vachon l'a montré, les appendices les plus proches de l'appendice primitif des Arachnides.

L'homologie des articles des appendices chez les Opilions est la suivante :

Chélicère	Pédipalpe	Pattes
Doigt mobile	Post-tarse	Post-tarse
Main	Tarse	Tarse Métatarse
	Tibia Patelle Fémur	Tibia Patelle Fémur
Article basal	Trochanter Hanche	Trochanter Hanche

Que la main soit l'homologue d'un nombre élevé d'articles peut surprendre, mais cela s'explique par l'intensité différente de la croissance des ébauches embryonnaires.

Les ébauches du pédipalpe et de la chélicère sont assez semblables au moment de leur formation, l'ébauche de la chélicère étant seulement un peu plus petite que celle du pédipalpe. Au cours de leur croissance, leur partie distale croît peu ; cette dernière se divise en deux sur l'ébauche chélicérienne et donne les deux doigts, tandis qu'elle reste indivise sur l'ébauche du pédipalpe et donne le posttarse et la griffe ; leur partie basale croît peu également, et donne l'article basal dans le cas de la chélicère, la hanche et le trochanter dans celui du pédipalpe. La partie intermédiaire de l'ébauche chélicérienne croît peu, ne se divise pas et reste à l'état de proto-article ; la partie intermédiaire du pédipalpe croît, en revanche, beaucoup et se différencie en quatre articles ; fémur, patelle, tibia et tarse.

Il est à noter que les différences entre les taux de croissance des différents niveaux de l'ébauche normale d'un appendice sont impossibles à mettre en évidence sans marques colorées, mais qu'il n'en est pas de même pour les ébauches symèles ; celles-ci se fusionnent, en effet, à des niveaux différents, faciles à repérer. Ces niveaux permettent de reconnaître à quels articles ou parties d'article de l'appendice définitif correspondent les parties libres ou fusionnées. On peut ainsi mesurer l'intensité relative de la croissance de ces articles ou parties d'articles.

En conclusion, la main de la chélicère reste à l'état de proto-article, tandis que la partie correspondante du pédipalpe se subdivise en articles.

3. Hétérosymélies ternaires et quaternaires.

En ce qui concerne l'homologie des articles, ces cas n'apportent aucun fait nouveau ; ils sont, le plus souvent, d'étude difficile.

D. — Discussion et conclusions.

L'étude embryologique de la formation de l'hétérosymélie a permis de montrer que cette monstruosité provient de la fusion de deux ébauches d'appendices successifs, ou plus. Elle ne provient donc pas d'un transport à distance d'une ébauche en un lieu autre que le sien, phénomène auquel Przibram (1910) a donné le nom de *Verzatzheteromorphose* « ou hétérophorie ». Il serait donc nécessaire d'étudier à nouveau certains cas de fusion partielle de deux appendices successifs, qui ont été interprétés comme des hétérophories, ou pour lesquels Balazuc (1948) remarque, justement, que l'on pourrait aussi bien les classer dans les hétérophories que dans les symélies.

Un certain nombre de cas, cependant, peuvent être, dès à présent, rapportés à l'hétérosymélie.

En premier lieu, chez les Arachnides, M. Vachon (1947, 1949) a décrit chez un Pseudoscorpion *Chelifer cancroides* la soudure partielle de la patte-mâchoire droite avec la patte antérieure droite ;

cette anomalie, appelée, du reste, symélie hétérogène, a conduit l'auteur à d'importantes conclusions sur l'arthrogenèse et la nomenclature des articles.

Chez les Acariens, Robinson (1920) a observé un individu d'*Amblyomma cajennense* dont les pattes 1 et 2 gauches sont fusionnées.

Chez les Myriapodes, un cas a été observé sur une prélarve à 6 paires de pattes de *Scutigerella pagesi* Jupeau, par L. Juberthie-Jupeau (communication personnelle) ; cet animal présente d'un côté les pattes 1, 2 et 3 gauches, et de l'autre, les pattes 1 et 2 droites, soudées entre elles.

Chez les Insectes quelques cas sont à rapporter à ce type de monstruosité. L'anomalie décrite par Strouhal (1926) chez une larve d'*Adalia bipunctata* L. (Coléoptère) correspond à une hétérosymélie bilatérale partielle, intéressant les pattes méso- et métathoraciques. Chez une larve de *Timarcha goettingensis* L., Baurdon (1948) a observé, du côté gauche, la fusion partielle des pattes prothoracique et métathoracique, accompagnée du dédoublement partiel de la patte prothoracique. Chez les Anoploures, Keilin et Nuttal (1919) ont constaté chez un *Pediculus* hybride (*P. capitis* × *P. corporis*), la fusion partielle des pattes méso- et métathoraciques gauches ; cette anomalie avait été interprétée par Balazuc (1951) comme « une symélie d'un type rarement signalé chez les Arthropodes ». Chez les Hyménoptéroïdes, Greb (1934), cité par Balazuc (1958), a obtenu un *Habrobracon juglandis,* mozaïque du type normal et du mutant *stumpy legs,* ayant de chaque côté les hanches des pattes méso- et métathoraciques fusionnées. Chez le Phasme *Carausius morosus,* Cappe de Baillon (1927) figure, à titre d'exemple, un embryon très anormal présentant du côté gauche les hanches des pattes pro- et mésothoraciques fusionnées. Ce sont vraisemblablement à des hétérosymélies que doivent être rattachées certaines anomalies produites, au moyen des rayons ultra-violets, par Geigy (1931) chez *Drosophila melanogaster,* et par Lüscher (1944) chez la mite *Tineola biselliella.*

L'anomalie décrite par Przibram chez *Prionus coriarius,* qui est à l'origine de l'hypothèse de transfert d'ébauche, n'est-elle pas susceptible d'être interprétée différemment ? Comment, en effet, ne pas songer à une ectromélie de la patte mésothoracique gauche et à une hétérosymélie des pattes prothoraciques et mésothoraciques droites, limitée au fémur, et suivie de la duplication partielle de la patte mésothoracique ; j'ai, en effet, obtenu de nombreux cas de schistomélie combinées à l'hétérosymélie (cf. Chapitre IV). Quoiqu'il en soit, l'hétérophorie, interprétation théorique vraisemblable dans certains cas, doit être confirmée par l'observation de son mode de formation, ce qui suppose la possibilité de la produire expérimentalement, ou d'observer un cas fortuit favorable.

Chapitre IV.

ÉTUDE DES SCHISTOMÉLIES.

La schistomélie est certainement l'une des monstruosités les plus étudiées chez les Arthropodes. Les auteurs ont essayé de la reproduire expérimentalement par irradiation, greffe, cautérisation, action mécanique sur les œufs et les larves ; quelques cas de schistomélie ont été obtenus, sans que ceux-ci, selon Balazuc (1948), permettent de déceler le mécanisme général provoquant cette monstruosité. Il est certain que l'étude du développement des schistomélies contribuerait beaucoup à éclairer leur mode de formation.

Chez les Opilions, j'ai obtenu des schistomélies, indépendantes ou combinées à des hétérosymélies, en faisant agir la température au deuxième stade du développement embryonnaire. Je n'ai pas pu jusqu'à présent suivre le développement des monstruosités indépendantes, leur apparition étant moins régulière que celle des symélies ou des hétérosymélies.

En revanche, les schistomélies combinées à des hétérosymélies ont une origine nettement définie.

A. — Schistomélies combinées à des hétérosymélies.

Sur 37 embryons porteurs d'hétérosymélies, 9 présentent des schistomélies binaires combinées à des hétérosymélies binaires.

Tableau n° 23.

Schistomélies binaires combinées à des hétérosymélies.

Numéro des animaux	Hétérosymélie	Schistomélie	Intensité	Caractère
1002	Chel-Ped	Pédipalpe	Tarse	homodyname (1)
966	Chel-Ped	Pédipalpe	Tarse	homodyname
935	Chel-Ped d	Pédipalpe	Tarse	homodyname
991	Chel-Ped g	Pédipalpe	Extrémité tarse	homodyname
»	Chel-Ped d	Pédipalpe	Extrémité tarse	sub-homodyname
946	Chel-Ped	Pédipalpe	Extrémité tarse	homodyname
931	Ped-P. 1 g	Pédipalpe	Tarse	homodyname
»	Ped-P. 1 d	Patte 1	Griffe	homodyname
1001	Ped-P. 1 g	Pédipalpe	Tarse	homodyname
976	Ped-P. 1 d	Pédipalpe	Griffe	homodyname
1004	Ped-P. 1 g	Patte 1	Extrémité tarse	homodyname

(1) La schistomélie binaire est homodyname lorsque les deux branches sont égales ; elle est hétérodyname dans le cas contraire.

Les différents cas et leurs caractéristiques principales, résumés dans le tableau n° 23, permettent de tirer certaines conclusions.

Les schistomélies peuvent être unilatérales ou bilatérales comme les hétérosymélies.

Des schistomélies du pédipalpe ou de la patte 1 peuvent accompagner la fusion de ces deux appendices ; des schistomélies du pédipalpe peuvent accompagner la fusion d'une chélicère et d'un pédipalpe, mais aucun cas de schistomélies des chélicères n'a été obtenu.

La schistomélie intéresse seulement l'article terminal (fig. 65) ou son extrémité (fig. 62 et 66).

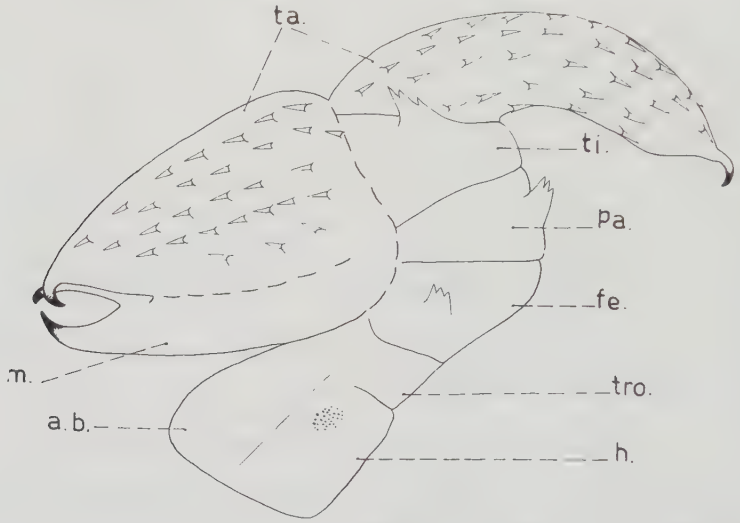


Fig. 65. — Schistomélie du tarse du pédipalpe combinée à une hétérosymélie de la chélicère gauche et du pédipalpe gauche en vue ventrale ; *a. b.* = article basale de la chélicère ; *fe.* = fémur ; *h.* = hanche ; *m.* = main ; *pa.* = patelle ; *ta.* = tarse ; *ti.* = tibia ; *tro.* = trochanter.

Il semble qu'elle se produise presque exclusivement quand l'hétérosymélie est assez poussée, c'est-à-dire lorsqu'elle dépasse la patelle.

La formation de schistomélies combinées à des hétérosymélies semble la conséquence directe de la fusion de deux ébauches de taille et de constitution différentes. On peut supposer, en effet, qu'à cause des difficultés de soudure entre deux parties différemment constituées, il peut se produire une division partielle de la partie terminale de l'une des deux ébauches. Il est à noter, à l'appui de cette interprétation, qu'aucune schistomélie n'a été observée dans les cas de fusions de deux ébauches identiques (symélie).

B. — Schistomélies indépendantes.

Des schistomélies, indépendantes d'autres malformations, ont été obtenues chez 9 embryons ; leurs caractéristiques sont résumées dans le tableau n° 24.

TABLEAU N° 24.

Schistomélies indépendantes.

N°	T°	Moment	Lot	Appendices schitomèles	Intensité	Caractère	Type
990	23°	16 j	OG. 62 20	P 2 d	Tarse, métatarse	homodyname	binaire
1002	23°	16 j	OG. 62 20	P 2 d	Tarse au trochanter	hétérodyname	binaire
				P 2 g	Extrémité du tarse	homodyname	binaire
946	23°	18 j	OG. 62 2	P 2 d	Tarse	hétérodyname	binaire
968	23°	18 j	OG. 62 2	P 3 d	Extrémité du tarse	hétérodyname	binaire
958	23°	8 j	OG. 62 20	P 2 d	Tarse	homodyname	binaire
1016	20°	14 j	OG. 62 1	P 2 g	Tarse	hétérodyname	
959	23°	16 j	OG. 62 20	P 2 d	Tarse, métatarse, 2 griffes sur un tarse	—	ternaire
				P 2 g	Tibia au tarse ; un tarse subdivisé	—	ternaire
979	23°	12 j	OG. 62 3 a	P 4 d	Tarse ; une des branches ayant 2 griffes	—	ternaire
992	23°	16 j	OG. 62 20	P 1 d	Patelle au tarse ; un tarse subdivisé	—	ternaire

Les résultats de ce tableau montrent que les schistomélies sont plus nombreuses à 23°C qu'à 20°C ; elles sont relativement fréquentes chez les œufs expérimentés entre 12 et 18 jours de développement à 11°5 C.

Le plus souvent cette monstruosité est unilatérale.

Toutes les pattes peuvent présenter cette monstruosité, mais sa fréquence est nettement plus élevée pour celles de la deuxième paire.

L'appendice (branche primaire) se divise à des niveaux allant du trochanter à l'extrémité du tarse (fig. 66), la griffe étant parfois seule dédoublée. Les deux branches obtenues (branches secondaires) sont identiques ou non ; l'une de celles-ci peut se subdiviser en deux branches tertiaires, donnant ainsi une schistomélie ternaire.

La symétrie batesonienne (Bateson 1894, Balazuc 1948) est nettement reconnaissable chez l'embryon n° 959 qui possède deux branches secondaires également développées. Chez les deux autres embryons porteurs de schistomélie ternaire, l'une des branches est grêle, atrophiée et dépigmentée, de sorte que la symétrie n'est pas déterminable.

Ces schistomélies proviennent de l'action de la température avant la formation des ébauches et certainement après leur détermination. Je n'ai pu observer, cependant, l'apparition et le développement de

cette monstruosité, mais des expériences sont en cours pour préciser ces différents points.

La régression des schistomélies formées au cours du développement embryonnaire ne s'effectue que pour les schistomélies hétéro-

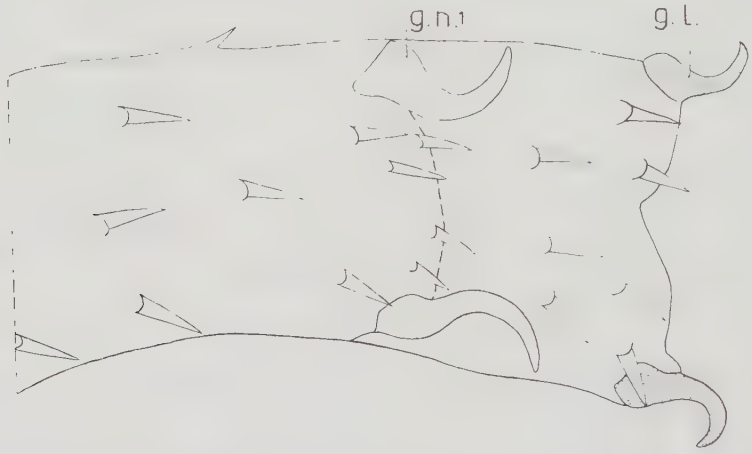


Fig. 66. — Schistomélie de l'extrémité du tarse de la patte 1 (monstruosité combinée à une hétérosymélie pédipalpe — patte 1) ; *g. l.* = griffe larvaire ; *g. n. 1* = griffe nymphale.

dynames. Dans ce cas, la branche la plus grêle ne forme pas de nouveau tégument dans sa partie distale, qui est éliminée à la première exuviation ; ce processus se répétant, cette branche est éliminée en quelques exuviations. Ce résultat est en accord avec les conclusions de Balazuc basées, d'une part sur le fait qu'aucun cas de schistomélie existant dès l'éclosion et se perpétuant jusqu'à l'adulte n'a été rapporté et, d'autre part, sur la rétrocession d'une schistomélie binaire d'une larve néonate de *Timarcha violaceo-nigra,* observée par Abeloos (1933). Cette conclusion semble ne pas s'appliquer, en revanche, aux schistomélies binaires homodynames des Opilions, dans lesquelles les deux branches secondaires, ayant des potentialités identiques, subsistent ; la partie fourchue de l'appendice sort, cependant, avec beaucoup de difficultés de l'exuvie, ce qui entraîne souvent la mort de l'animal.

Chapitre V.

ÉTUDE DES POLYMÉLIES.

A. — Fréquence et localisation des polymélies.

Un certain nombre d'animaux porteurs d'appendices surnuméraires ont été obtenus dans la seconde série d'expériences : six à 20° C, et vingt et un à 23° C.

Tous les cas obtenus, ainsi que les monstruosités associées, sont portés dans le tableau n° 25.

Un fait important se dégage de ces résultats : tous les appendices surnuméraires sont localisés en arrière des pattes de la quatrième paire. J'ai signalé précédemment que tous les cas d'hétérosymélie, à l'exception d'un seul, intéressent les appendices autres que les pattes 4. Il semble, donc, qu'il y ait une corrélation entre la localisation des polymélies en arrière des pattes 4, et la localisation des hétérosymélies aux appendices autres que ceux de la dernière paire.

La polymélie est la seule monstruosité observée chez quatorze individus ; elle est associée à l'hétérosymélie chez 6 exemplaires, à la symélie chez 1, à l'ectromélie chez 2, et à la schistomélie chez 5.

B. — Origine de cette monstruosité et structure des appendices surnuméraires.

Certains auteurs ont émis l'hypothèse que les appendices surnuméraires proviendraient de la duplication d'appendices existant auxquels ils ressemblent, et correspondraient à des schistomélies complètes.

D'autres auteurs font remarquer que les appendices surnuméraires qui ont un emplacement tout à fait inhabituel ne peuvent provenir de la duplication d'une ébauche. C'est, par exemple, l'opinion de Campana-Rouget (1959*b*), à la suite de l'observation d'une patte surnuméraire atrophiée, située sur le capitulum d'*Hyalomma savignyi* (Acarien).

D'autres auteurs ont essayé de rattacher la polymélie aux monstruosités doubles rudimentaires ou à la fusion incomplète d'œufs doubles. Il est incontestable que certains appendices supplémentaires situés médialement, par exemple chez les Phasmes (Cappe de

TABLEAU N° 25.

Polymélies.

T°	Moment	Lot	Polymélie	Structure des appendices surnuméraires	Anomalies associées
23°	12 jours	OG 62 3a	P4 bis d	Incomplet : h., tr.	—
»	16 j.	»	P4 bis g et d	Complets	—
»	18 j.	»	P4 bis g et d	Complets	—
			P4 ter g ou P5	Incomplet : h., tr., fe.	—
»	20 j.	»	P4 bis d	Incomplet : h.	—
»	8 j.	OG 62 20	P4 bis d	Incomplet : h.	Sch : P2
»	12 j.	»	P4 bis d	Complet	Hs : Chel-Ped-P1 g
»	12 j.	»	P4 bis ou P5 (symèles)	Complets : grêles	Hs : Chel-Ped g
»	16 j.	»	P4 bis g et d	Complets	—
»	»	»	P4 bis g et d	Complets	Sch : P2
»	»	»	P4 bis g et d	Complet à g., incomplet à d.	Hs : Chel-Ped g et d, P2-P3 g et d
»	»	»	P4 bis d	Incomplet : h. à ti.	Sch : P2
»	»	»	P4 bis d	Incomplet : h. tr.	Sch : P2
»	18 j.	»	P4 bis g et d	Complets : grêles	—
»	»	»	P4 bis d	Incomplet : h. à ti.	—
»	»	»	P4 bis g et d	Complets	Sy : P3
»	16 j.	OG 62 2	P4 bis g et d	Incomplets : h. à ti.	—
»	18 j.	»	P4 bis d	Incomplet : h. à ti.	Hs : Chel-Ped g et d Sch : P3 d
»	18 j.	»	P4 bis d	Complet	Ect : Chel, Ped. g
			P4 ter ou P5 d	Complet	
»	»	»	P4 bis g et d	Incomplets : h. à ti.	Hs : Ped-P1 g et d
»	»	»	P4 bis g et d	Incomplets : h. tr., fe.	Ect : Ped
»	20 j.	»	P4 bis g et d	Complet à g., incomplet à d.	—
20°	10 j.	OG 62 3b	P4 bis d	Complet : grêle	Hs : Ped-P1 d
»	»	»	P4 bis g et d	Incomplets : h. à ti.	—
»	12 j.	»	P4 bis g et d	Complets : grêles	—
»	14 j.	»	P4 bis g et d	Complets : grêles	—
»	16 j.	»	P4 bis g et d	Complets	—
»	»	»	P4 bis g et d	Incomplets : h.	—

Ect. = Ectromélie ; *Hs.* = Hétérosymélie ; *Sch.* = Schistomélie ; *Sy.* = Symélie ; *g.* = gauche *d.* = droite ; *h., tr., fe., ti.* = hanche, trochanter, fémur, tibia.

Baillon, 1927), proviennent de la fusion incomplète de deux embryons, mais ces cas ne relèvent pas de la polymélie. Dans les polymélies que j'ai obtenues, l'absence de duplication postérieure du corps ou de l'anus, qui en est le premier stade, la situation latérale des appendices surnuméraires, et leur mode d'obtention, excluent formellement cette hypothèse. Balazuc (1948, p. 141) conclut, par ailleurs, pour les pattes et les antennes surnuméraires n'occupant pas une position intermédiaire, qu'une origine à partir de monstres doubles est peu probable et qu'il lui semble « qu'on a davantage de chances d'avoir affaire dans ces cas à une origine unitaire analogue à celle des schistomélies ».

Chez *Odiellus gallicus* des cas favorables montrent que les pattes surnuméraires proviennent de la duplication des pattes 4, constituant ainsi des pattes 4 bis.

L'origine d'autres appendices surnuméraires, plus ou moins atrophiés et non contigus aux hanches 4, est, en revanche, problématique.

1. Pattes surnuméraires provenant de la duplication des pattes 4.

Un des cas les plus démonstratifs, représenté figure 67, permet de mettre en évidence l'origine de la polymélie. Du côté droit de cet embryon, un appendice symétrique de la patte 4 par rapport à un

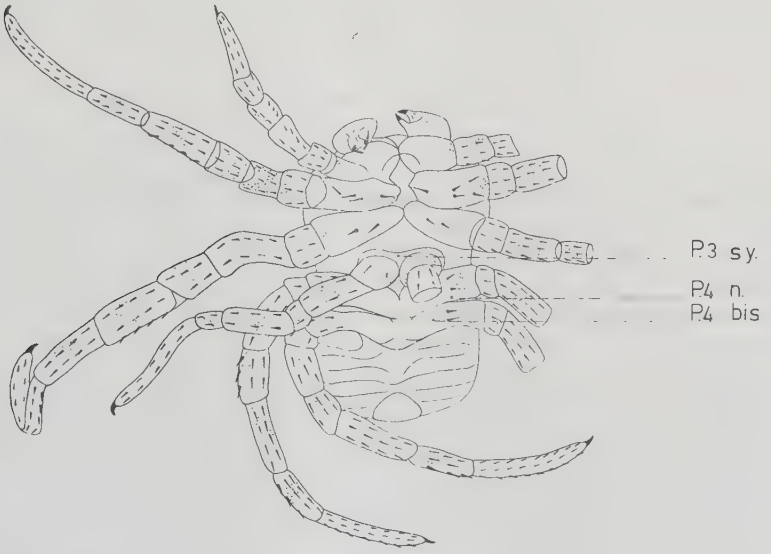


Fig. 67. — Embryon montrant une duplication des pattes 4 et une symélie partielle des pattes 3 ; *P. 3 sy.* = pattes 3 symèles ; *P. 4 n.* = patte 4 normale ; *P. 4 bis* = patte 4 surnuméraire.

plan transversal s'insère sur le corps par une hanche contiguë à la face postérieure de la hanche de l'appendice normal ; l'appendice surnuméraire est identique quant à la forme, la taille, le nombre d'articles, et la chétotaxie, à l'appendice normal. Du côté gauche, un appendice semblable est inséré de façon à peu près identique, sa hanche étant soudée par la face antérieure à la face postérieure de la hanche normale ; cette anomalie constitue donc le cas de schistomélie le plus poussé, au-delà duquel il y a séparation complète des deux appendices, et polymélie. Du côté droit, l'appendice surnuméraire provient donc de la duplication totale de l'ébauche de la patte 4 ; la polymélie est, ici, homodyname.

L'appendice surnuméraire peut être grêle, dépourvu des articles distaux, ou réduit à sa hanche, mais dans presque tous les cas, celle-ci s'insère en arrière et à côté de la hanche de la patte 4. Il provient donc de la duplication inégale de l'ébauche de la patte 4 ; cette monstruosité est une polymélie hétérodyname.

L'apparition de la polymélie uniquement à partir de l'ébauche des pattes 4, dans les conditions expérimentales réalisées, tient vraisemblablement à la position particulière de cette dernière (1). Elle n'est pas, en effet, encadrée par deux ébauches d'appendices comme celle des autres pattes et celle du pédipalpe ; sa position en apparence identique à celle des chélicères, en diffère, car l'ébauche des yeux située en avant des chélicères, apparaît en même temps que les ébauches chélicériennes, tandis qu'il y a une solution de continuité entre le somite 6 qui porte les pattes 4 et le somite 7 ; celui-ci, en effet, est le premier somite à se différencier à partir de la plaque anale.

2. Pattes surnuméraires d'origine indéterminée.

L'origine des trois malformations dont il va être question demeure problématique, en l'absence de données sur leur développement.

Un embryon (lot OG 62 3 a, tableau 25) présente en arrière des pattes 4, de chaque côté, une patte supplémentaire complète dont l'insertion plaide en faveur de son origine à partir de l'ébauche de la patte 4 normale, et, de plus, du côté gauche, une deuxième patte supplémentaire orientée comme celle qui la précède, et composée de la hanche, du trochanter et du fémur. Deux interprétations peuvent être données pour expliquer cette anomalie. Dans la première, l'ébauche de la patte 4 gauche serait à l'origine des deux pattes surnuméraires ; on aurait ainsi une polymélie ternaire ; l'existence de polymélies binaires et ternaires est très plausible puisque l'on ne relève que des différences d'intensité entre la polymélie et la schistomélie et que celle-ci peut être binaire ou ternaire. Dans la seconde interprétation, la patte surnuméraire la plus postérieure proviendrait du développement d'une ébauche apparue sur le premier somite abdominal ; j'ai effectivement observé chez certains embryons deux petites excroissances symétriques sur les somites 7, 8 et 9 ; cependant, je n'ai vu aucune d'elles se développer en appendice.

Un autre embryon présente des anomalies identiques.

Un embryon (lot OG 62, 20, tableau 25) présente, au niveau des pattes de la quatrième paire, une paire de pattes surnuméraires symèles. Cette monstruosité peut provenir de la duplication des ébauches des pattes 4 suivie de leur fusion sur la ligne médioventrale, ou du développement d'ébauches sur le premier somite abdominal, suivi de leur fusion ; ce somite se rétrécit, en effet, secon-

(1) Dans une nouvelle série d'expériences, j'ai obtenu quelques cas d'appendices surnuméraires localisés entre les pattes 2 et 3 et les pattes 3 et 4, chez des embryons soumis 58 jours à 23-24° C. pendant la seconde phase du développement embryonnaire.

dairement, devient triangulaire, ce qui peut entraîner la fusion des ébauches qu'il pourrait porter. En l'absence de données sur le développement de cette monstruosité, il n'est, cependant, pas possible d'opter pour l'une ou l'autre de ces interprétations.

3. Conclusions.

La polymélie est d'origine embryonnaire chez les Opilions ; de nombreux cas montrent qu'elle provient de la division d'une ébauche normale d'appendice.

Elle représente, alors, le terme ultime de la schistomélie, avec laquelle elle ne présente pas de différence de nature. On peut, cependant, envisager la possibilité d'une autre origine, dans le cas d'appendices situés très en arrière, sur la face sternale de l'embryon.

RÉSUMÉ DE LA CINQUIÈME PARTIE.

1. Production expérimentale de monstruosités simples par action de températures supra-optimales.

La symélie, la cyclopie, l'hétérosymélie, la schistomélie et la polymélie ont été produites expérimentalement chez *Odiellus gallicus*, en soumettant les œufs à des températures atteintes, une partie de l'année, dans le biotope de cette espèce. L'efficacité de la température à des intensités relativement faibles résulte du fait que le développement des œufs de l'espèce étudiée se déroule pendant la période froide de l'année.

Ces monstruosités ont une origine embryonnaire. Elles ont été obtenues en soumettant les œufs aux températures tératogènes pendant la deuxième phase de leur développement embryonnaire ; la température agit donc avant la différenciation des ébauches des appendices et des yeux, et certainement après leur détermination. Ces résultats sont en accord avec les lois de la tératogenèse qui se dégagent de l'étude des Vertébrés.

La température exerce une action différente selon son intensité. A 20° C, elle provoque principalement la formation de symélies (14 % des embryons), tandis qu'à 23° C elle détermine principalement la formation d'hétérosymélies (11 % des embryons), de schistomélies indépendantes ou combinées à des hétérosymélies, et de polymélies.

Tout appendice est susceptible de se fusionner soit avec son homologue, soit avec les appendices qui le précèdent ou le suivent, mais la fréquence des monstruosités varie selon l'appendice considéré ; les symélies des trois paires d'appendices postérieurs sont les plus fréquentes, tandis que les trois paires d'appendices antérieurs (chélicères, pédipalpe et patte 1) présentent le plus souvent des hétérosymélies. La polymélie de la patte 4, seule, a été obtenue, et les schistomélies indépendantes sont principalement apparues sur la deuxième paire de pattes.

2. Formation et développement des monstruosités.

La symélie résulte de la fusion, sur la ligne médio-ventrale du corps, des ébauches de deux appendices homologues. Le degré de fusion est variable, de sorte que l'appendice symèle peut être fourchu sur une plus ou moins grande longueur. La symélie d'une paire d'appendices entraîne la fusion de la partie droite et de la partie gauche du neuromère correspondant.

Les ébauches sont fusionnées par leur face ventrale, et le matériel cellulaire ne se réorganise pas pour former un appendice harmonieux ; l'appendice définitif a, de ce fait, deux faces dorsales, et des condyles en nombre double du nombre normal qui, étant opposés, ankylosent toutes les articulations. Les différentes parties de l'appendice sont donc déterminées au moment de leur fusion.

Les symélies semblent résulter d'une action complexe de la température ; celle-ci aboutit à l'élimination des territoires qui séparent les ébauches homologues, entraînant la fusion de ces dernières.

La cyclopie résulte de la fusion des deux plaques céphaliques ; elle s'accompagne de la disparition du stomodéum, et de la fusion des deux parties symétriques du cerveau. Elle peut être indépendante, ou associée à la symélie d'une ou de plusieurs paires d'appendices antérieurs, ou à la symélie de toutes les paires d'appendices. Ce dernier cas correspond à la fusion complète des deux moitiés de la bandelette germinative.

L'hétérosymélie résulte de la fusion de deux appendices successifs, parfois de trois ou de quatre d'entre eux. Les appendices sont fusionnés par leur face dorsale ; ils ont donc subi une rotation de 90° environ. D'assez nombreux cas observés chez les Arthropodes et interprétés comme des hétérophories sont à rapporter à des hétérosymélies.

Les schistomélies indépendantes résultent de la division partielle de l'ébauche d'un appendice ; elles respectent les lois de symétrie de Bateson lorsque les branches secondaires sont également développées.

Les schistomélies combinées à des hétérosymélies sont assez fréquentes dans les cas de fusion suivants : chélicère-pédipalpe, et pédipalpe - patte 1. Elles proviennent de la différence de constitu-

tion des deux ébauches qui, en rendant difficile leur soudure intime, provoque, dans certains cas, la division d'une des extrémités.

La polymélie provient de la duplication totale de l'ébauche d'un appendice, ce qui confirme les conclusions de certains auteurs, discutées jusqu'à ce jour. La polymélie apparaît, donc, comme le terme ultime de la schistomélie. L'origine de quelques cas demeure, cependant, incertaine.

3. Homologies des articles des appendices.

Les fusions se faisant article par article et sans phénomènes de régulation, il devient possible d'homologuer les articles des appendices différemment constitués. Les homologies entre les trois articles des chélicères, les cinq articles du pédipalpe et les six articles des pattes ont pu être ainsi établies. Le tarse des pédipalpes correspond à l'ensemble tarse + métatarse des pattes. L'article basal des chélicères correspond à l'ensemble hanche + trochanter, la main à l'ensemble fémur + patelle + tibia + métatarse + tarse des pattes, et le doigt mobile équivaut au post-tarse des autres appendices représenté par la base de la griffe. L'article basal et la main des chélicères, le tarse du pédipalpe, sont des proto-articles au sens de M. Vachon, ce qui confirme les déductions de cet auteur sur l'arthrogenèse des appendices des Arachnides. La persistance d'un proto-article est liée à la faible croissance en longueur de cette partie de l'appendice au cours du développement embryonnaire.

SIXIÈME PARTIE.

ÉTUDE DE LA NEUROSÉCRÉTION.

L'étude du développement et de la reproduction doit être complétée par des recherches sur les mécanismes neurosécréteurs et endocrines qui les règlent. L'étude de l'action des facteurs externes sur le développement et la fécondité conduit, de même, à rechercher les modifications qu'ils peuvent entraîner dans le fonctionnement des cellules neurosécrétrices et des glandes endocrines, et qui sont susceptibles de rendre compte des perturbations provoquées dans la biologie des animaux. Une relation, importante à étudier, apparaît ainsi entre l'écologie d'une espèce et le fonctionnement des cellules ou des glandes à sécrétion interne.

Cette étude est vaste, et la description des cellules neurosécrétrices et des glandes endocrines en constitue la première étape. Celle-ci a déjà été entreprise chez quelques *Phalangiidae* épigés (Gabe 1954*b*. 1955, Herlant-Meewis et Naisse 1957, Naisse 1959, 1961) ; il est maintenant nécessaire d'étendre ces recherches aux autres familles étudiées dans ce travail, et renfermant des espèces muscicoles, endogées et cavernicoles. L'étude des modifications physiologiques de ce système, a été abordée par Naisse, en fonction du cycle de mue et de l'apparition de la sexualité. J'ai entrepris une étude semblable, en ce qui concerne les rapports entre les phénomènes de neurosécrétion et les facteurs écologiques, chez des Opilions cavernicoles, endogés et muscicoles ; cette étude fera l'objet d'un travail ultérieur. La recherche du rôle exact des organes décrits ne peut être entreprise actuellement, car elle nécessite des techniques expérimentales que ne supportent pas les Opilions étudiés jusqu'à ce jour ; ceux-ci, en effet, se révèlent très fragiles, à l'instar des Araignées (Millot 1926, Legendre 1959). Il est, cependant, possible que les techniques de culture d'organes appliquées à l'endocrinologie permettent de remédier à cet état de fait.

Chapitre I.

ÉTUDE SUCCINCTE DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL.

A. — Situation et forme du système nerveux central.

Le système nerveux central occupe une grande partie du prosoma. Il est situé, chez les Palpatores, dans une grande lacune sanguine qui est la continuation vers l'avant du vaisseau aortique ; la paroi de cette lacune est mince et vient s'appliquer localement contre le neurilemme, notamment dans la région dorsale et la région ventrale du système nerveux.

Le système nerveux est extrêmement condensé, et, en général, à peu près conique. Sa partie dorsale est pointue et se prolonge verticalement par deux nerfs optiques chez les espèces qui ont des yeux médio-dorsaux ; elle est arrondie et donne vers l'avant deux nerfs optiques horizontaux chez les espèces dont les yeux sont situés à l'avant du prosoma (*Trogulidae*) ; elle est aplatie latéralement chez les *Sironidae*.

Le système nerveux réserve un conduit étroit et cylindrique pour le passage du stomodéum.

B. — Neurilemme.

Le neurilemme, qui enveloppe le système nerveux central, est formé d'une couche fibreuse externe de 0,5 μ d'épaisseur environ, sous laquelle est disposée une couche de grandes cellules plates.

L'épaisseur des cellules varie selon leur position et selon l'espèce. Extrêmement minces chez *Siro rubens* et *Scotolemon lespesi*, les cellules atteignent 3 à 5 μ d'épaisseur chez *Ischyropsalis luteipes* et *Trogulus nepaeformis ;* chez cette dernière, leur épaisseur est de 5 μ dans la région postérieure du ganglion sous-œsophagien, de 2 à 3 μ dans la région dorsale du cerveau, et de 1 à 2 μ dans la région ventrale de la masse nerveuse sous-œsophagienne. Leurs noyaux sont très plats lorsque les cellules sont minces, ils sont ovoïdes dans le cas contraire et mesurent alors de 5 à 8 μ sur 3 à 4 μ. Le cytoplasme est peu dense et ne présente aucune activité sécrétrice visible chez l'adulte.

Le neurilemme est séparé du système nerveux par un tissu conjonctif lâche, peu épais dans la région dorsale du cerveau, extrêmement développé, par contre, dans la région postérieure du système nerveux central et dans l'espace situé entre le cerveau et la face dorsale de la masse sous-œsophagienne. Les cellules conjonctives

présentent un cytoplasme vacuolaire, spongieux, et peuvent former des ponts cytoplasmiques unissant la masse nerveuse au neurilemme, ou constituer de véritables ponts de cellules ; ceci est particulièrement net chez *T. nepaeformis* (Pl. II, 1, et Pl. IV, 4).

C. — Anatomie du système nerveux central.

Les centres nerveux ont fait l'objet d'assez nombreuses études anatomiques (Saint-Remy 1890, Appelt 1900, Loman 1903, Holmgren 1916, Hanström 1923, 1928, Police 1930, Kaestner 1935*b*). Bien des points restent cependant à préciser du fait de leur complexité, due en partie aux profondes modifications provoquées par la condensation de tous les neuromères ; ces études sont nécessaires pour établir des comparaisons utiles avec les résultats acquis récemment sur les Araignées (Legendre 1958, 1959).

Le système nerveux se compose d'une masse sus-œsophagienne (syncérébron ou cerveau), et d'une masse sous-œsophagienne provenant de la fusion des ganglions prosomatiques et abdominaux.

1. Le syncérébron.

Le syncérébron est formé, selon la conception classique (Holmgren 1916, Hanström 1928), de la fusion d'un protocérébron sus-œsophagien avec un tritocérébron, auxquels vient se joindre le ganglion rostral, qui appartient au système sympathique stomato-gastrique. Le tritocérébron acquiert sa position sus-œsophagienne au cours du développement embryonnaire. Le deutocérébron fait défaut comme chez tous les Arachnides.

Le protocérébron est constitué par le corps central, les lobes optiques et les *corpora pedunculata*.

— Chez les Palpatores, le corps central (corps stratifié de Saint-Remy) est une lame transversale à concavité dorsale, située dans la région dorsale et postérieure du cerveau ; il est recouvert d'une épaisse couche de petits neurones à noyaux riches en chromatine. Pour Legendre, le corps central des Araignées constituerait à lui seul l'archicérébron, et l'acron lui correspondrait.

— Les lobes optiques, au nombre de deux, sont situés dans la partie la plus dorsale du cerveau, de part et d'autre d'une lame conjonctive sagittale ; ils sont bien développés chez les Palpatores, un peu moins chez les Laniatores, et pratiquement inexistants chez les *Sironidae* anophthalmes.

— Les *corpora pedunculata*, au nombre de deux, sont disposés dans la partie antérieure du cerveau, sous les lobes optiques et au-dessus des ganglions chélicériens ; leurs *globuli* (fig. 69 et 74) sont formés d'un épais massif de très petits neurones (en général plus petits que ceux du corps central), très pauvres en cytoplasme et à noyaux extrêmement riches en chromatine (cellules chromatiques de Saint-Remy).

Le tritocérébron est représenté par deux ganglions chélicériens, situés latéralement au-dessus de l'œsophage (fig. 69), réunis par une commissure sous-œsophagienne ; leurs neurones sont d'assez grande taille.

Les centres rostraux, après leur incorporation au syncérébron, forment le pont stomodéal, situé au-dessus de l'œsophage, à l'avant du syncérébron.

Chez les *Phalangodidae* (*Scotolemon lespesi*) et chez les *Sironidae* (*Siro rubens*), le syncérébron a basculé vers l'arrière, de sorte que les *corpora pedunculata* n'occupent plus la partie antérieure du cerveau, mais toute sa partie dorsale.

2. La masse nerveuse sous-œsophagienne.

La masse nerveuse sous-œsophagienne provient de la coalescence des cinq paires de ganglions prosomatiques (ganglions des pédipalpes et des pattes) et des ganglions abdominaux. Ces ganglions sont intimement fusionnés ; un certain nombre d'entre eux sont, cependant, reconnaissables chez l'adulte, principalement grâce aux trachées métamériques et aux cloisons conjonctives qui les séparent en partie. Les ganglions sont un peu mieux individualisés chez les larves que chez les adultes.

Les ganglions des pédipalpes sont horizontaux, ceux des pattes sont plus ou moins inclinés, et ceux de l'abdomen ont conservé leur position verticale originelle.

Les ganglions des pédipalpes sont situés dans la partie antérieure de la masse sous-œsophagienne, de part et d'autre de la face inférieure du tube digestif. Ils donnent naissance, vers l'avant, aux nerfs des pédipalpes.

Les ganglions des pattes sont très développés ; chaque paire de ganglions émet latéralement et dans sa partie inférieure deux gros nerfs qui innervent les appendices du segment correspondant.

Les ganglions abdominaux sont très condensés, les derniers étant impossibles à dénombrer chez l'adulte. Chez *T. nepaeformis*, une des espèces chez lesquelles la segmentation primitive est la mieux conservée, les quatre premiers ganglions abdominaux sont bien individualisés dans la région médio-dorsale et postérieure de la masse sous-œsophagienne ; les autres forment une masse médiane, arrondie, composée de plusieurs ganglions que je n'ai pu compter avec exactitude. Les nerfs, partant de ces ganglions, quittent le système nerveux par sa face postérieure, et innervent les organes de l'abdomen. Certains présentent des manchons de cellules qui ont été interprétés par Kaestner (1935*a*) comme des organes lymphatiques.

D. — Système sympathique stomato-gastrique.

Le système stomato-gastrique est mal connu chez les Opilions. J'étudie celui de *Trogulus nepaeformis*, qui est particulièrement net.

1. **Nerf rostral** (fig. 68 et 69).

Chez les Opilions un nerf rostral quitte le pont stomodéal vers l'avant (Saint-Remy, Holmgren, Hanström, Kaestner, Šilhavy). Chez l'espèce étudiée, le nerf rostral sort de la face antérieure du pont stomodéal, longe sur quelques dizaines de microns la partie médio-dorsale de l'œsophage, puis en traverse la musculature circulaire ; il continue son trajet en direction antérieure et sagittale, entre cette couche musculaire et la paroi de l'œsophage.

2. **Nerf récurrent.**

Un nerf récurrent, originaire de la partie postérieure et médiane du pont stomodéal, chemine sur l'œsophage jusqu'au niveau de la partie postérieure du cerveau ; il est très difficile à observer.

3. **Nerfs pharyngiens** (fig. 68 et 69).

Deux nerfs quittent vers l'avant les parties latérales du pont stomodéal, et innervent la musculature pharyngienne. Ils longent sur quelques dizaines de microns les faces latérales de l'œsophage, en traversent la musculature circulaire, puis cheminent de chaque côté

Fig. 68. — Section transversale de l'œsophage montrant le nerf récurrent et les nerfs pharyngiens ; *l.* = lumière du tube digestif ; *m.c.* = musculature circulaire ; *n. ph.* = nerf pharyngien ; *n. r.* = nerf récurrent.

sur quelques centaines de microns entre cette musculature et la paroi du pharynx, détachant de temps en temps quelques fibres ; ils traversent à nouveau la musculature circulaire, et se rendent dans la zone des muscles dilatateurs du pharynx.

4. **Nerfs œsophagiens et organes œsophagiens** (fig. 69, et Pl. II, 4, 5).

Deux nerfs quittent la face interne et latéro-postérieure du pont stomodéal. Les imprégnations argentiques montrent que la majeure partie de leurs fibres proviennent du pont stomodéal, mais il semble que quelques-unes sont originaires de la région du ganglion chélicé-

rien. Les fibres nerveuses pénètrent dans l'espace lacuneux situé entre le neuropile syncérébral et le neurilemme, puis traversent le neurilemme ; chaque nerf longe l'œsophage latéralement dans le sinus sanguin péri-œsophagien, détachant des fibres dans la musculature du tube digestif (Pl. II, 4).

La structure de ces nerfs est assez complexe. Chacun possède une couche externe fibreuse, le périnèvre, de même que tous les nerfs des Opilions après leur traversée du neurilemme ; le périnèvre, continuation du neurilemme, renferme çà et là des noyaux ovoïdes ou aplatis, à chromatine dense, possédant un petit nucléole. Un tissu conjonctif lâche et lacuneux, prolongement du tissu conjonctif qui entoure l'écorce ganglionnaire, emballe les fibres nerveuses ; quelques cellules sanguines peuvent être observées dans les lacunes de ce tissu. Cette structure rappelle celle des gros nerfs des Araignées (Legendre, 1959).

Chaque nerf pénètre dans un organe œsophagien appliqué sur la face externe et latérale de l'œsophage, un peu en avant de la valvule stomodéale. Cet organe (Pl. II, 5) mesure 60 μ de longueur, 20 μ de largeur et 20 μ d'épaisseur. Il est formé de cellules de deux types :

— des cellules nerveuses piriformes à cytoplasme peu abondant, à noyaux ovoïdes, dont certaines, au moins, envoient un axone vers l'avant ; il est très difficile de faire la distinction entre leurs axones et les fibres du nerf qui traversent l'organe, de sorte qu'il n'est pas possible de dire si ces cellules sont unipolaires ou bipolaires ;

— des cellules un peu plus volumineuses que les précédentes, arrondies, à cytoplasme assez abondant et clair ; elles sont dépourvues d'axones et sans activité sécrétrice chez l'adulte.

Certaines fibres du nerf œsophagien traversent cet organe et innervent, peu après, les muscles circulaires qui entourent l'œsophage au niveau de la valvule stomodéale.

Homologies. Les nerfs œsophagiens des Opilions et les nerfs pharyngiens des Araignées semblent homologues ; ceux des Opilions ne cheminent pas, cependant, entre la musculature et la paroi de l'intestin antérieur comme ceux des Araignées.

Les organes œsophagiens des Opilions et les seconds organes de Schneider des Araignées semblent homologues, car ils ont une situation comparable et une innervation identique. Leur structure est, cependant, différente, les premiers renferment deux types de cellules, les seconds possèdent uniquement des cellules sécrétrices (Legendre 1954, 1959). La structure des organes œsophagiens semblerait les rapprocher des premiers organes de Schneider, mais ils en diffèrent totalement par leur innervation, et par le fait qu'ils ne reçoivent aucun produit de neurosécrétion. Des recherches sur l'origine embryonnaire des organes œsophagiens sont nécessaires pour préciser leur homologie.

Les deux nerfs intestinaux médians des Scorpions et les nerfs œsophagiens des Opilions, dont le trajet extraganglionnaire est iden-

tique, ne semblent pas homologues ; les péricaryones d'origine des nerfs intestinaux siègent, en effet, près du corps central (Police 1903) et sont neurosécréteurs ; leurs axones émergent du ganglion chélicérien (Hanström 1928, Gabe 1955), et sont chargés en produit de neurosécrétion.

Chapitre II.

ÉTUDE DU SYSTÈME NEUROSÉCRÉTEUR DES OPILIONS.

A. — Données acquises chez les *Phalangiidae*.

Des travaux de Gabe (1954*b*) et 1955) chez *Phalangium opilio*, d'Herlant-Meewis et Naisse (1957) et de Naisse (1959) chez quatre *Phalangiidae* dont *P. opilio*, il ressort que les Opilions *Phalangiidae* possèdent, d'une part, un système, cellules neurosécrétrices cérébrales - organe d'accumulation du produit de neurosécrétion, analogue à celui des autres Arthropodes, et, d'autre part, des cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes sécrétant un produit dont la destinée est inconnue.

Gabe décrit quatre groupes de cellules neurosécrétrices dans le protocérébron, deux groupes oraux près des *corpora pedunculata* et deux groupes aboraux sous la *medulla* visuelle, situés de part et d'autre du plan sagittal. De chaque groupe part un nerf, et les quatre nerfs ainsi formés se rendent, sans se croiser, à deux plaques paraganglionnaires grossièrement circulaires, situées dans le neurilemme, de part et d'autre de l'œsophage, en arrière du cerveau. Le produit de neurosécrétion chemine le long de ces nerfs, et s'accumule entre les cellules des plaques paraganglionnaires. Naisse retrouve les groupes de cellules neurosécrétrices oraux et aboraux, et en décrit deux autres latéraux, situés près des *corpora pedunculata* ; elle ne décrit qu'un nerf se rendant à chacune des plaques paraganglionnaires. Un produit de sécrétion propre aux cellules des plaques paraganglionnaires a été signalé par Gabe, mais il n'a pas été retrouvé par Naisse.

J'ai étudié de nombreuses espèces à l'aide des techniques électives de mise en évidence du produit de neurosécrétion : *Siro rubens*, *Scotolemon lespesi*, *S. doriae*, *Ischyropsalis luteipes*, *I. pyrenaea*, *I. helwigii müllneri*, *I. strandi*. *Odiellus gallicus*, *Phalangium opilio*, et *Trogulus nepaeformis*. Je décris en premier lieu les cellules neurosécrétrices et leurs connexions avec les plaques paraganglionnaires, chez *T. nepaeformis*, car elles sont particulièrement nettes.

B. — Neurosécrétion chez *Trogulus nepaeformis*.

1. Cellules neurosécrétrices protocérébrales — plaques paraganglionnaires.

a. Cellules neurosécrétrices orales et nerfs principaux des plaques paraganglionnaires.

Deux groupes de cellules neurosécrétrices protocérébrales sont situés dans la partie médio-antérieure de l'écorce ganglionnaire, de part et d'autre du plan sagittal ; ils correspondent aux groupes oraux des *Phalangiidae*. Au nombre de 5 à 8, ces cellules sont piriformes, arrondies ou polygonales ; elles sont plus grandes que les neurones voisins, et mesurent de 15 à 30 µ de longueur et de 15 à 20 µ de largeur. Leur noyau, situé presque au centre de la cellule, est arrondi, et renferme de petites mottes de chromatine éparses et un nucléole plus ou moins volumineux. Le cytoplasme est plus ou moins dense ; il renferme un produit de sécrétion coloré en bleu noir par l'hématoxyline chromique, en violet pâle par la fuchsine paraldéhyde, en bleu vif par le bleu alcian. Le produit de neurosécrétion se présente en fines gouttelettes et en tout petits granules répartis irrégulièrement dans le cytoplasme, parfois très nombreux dans une zone proche du noyau.

Le trajet des axones dans l'écorce ganglionnaire est très difficile à suivre, le produit de neurosécrétion se colorant peu ou ne se colorant pas dans cette partie de l'axone. Il semble, cependant, que ceux-ci se dirigent un peu latéralement, et s'insinuent entre la face supérieure du pont stomodéal et la face inférieure du ganglion chélicérien. Dès qu'ils ont pénétré dans le neuropile, le produit de neurosécrétion est de nouveau bien visible, sous la forme d'une poussière de très fins granules. Les imprégnations argentiques montrent que les axones émergent ventralement et latéralement, en arrière du pont stomodéal, et un peu en arrière du point d'émergence des nerfs œsophagiens ; ils cheminent horizontalement et vers l'arrière entre le neuropile et le neurilemme péri-œsophagien, puis longent les angles latéraux du neurilemme en arrière du cerveau ; chaque nerf décrit ensuite une courbure à concavité latérale et aborde la plaque paraganglionnaire qui lui correspond dans sa région la plus épaisse (fig. 69). Ces nerfs, formés de fibres contigües, ne sont pas entourés d'un périnèvre puisqu'ils aboutissent au neurilemme et ne le traversent pas (Pl. II, 2).

Le produit de neurosécrétion est difficile à déceler dans les axones au niveau de la courbe à concavité latérale qu'ils décrivent ; il est de nouveau bien visible près des plaques paraganglionnaires, où il est représenté par de grosses flaques allongées.

Ces nerfs, que j'appelle « nerfs principaux » des plaques paraganglionnaires, sont homologues des deux nerfs des cellules orales décrits par Gabe chez *P. opilio*, et des deux nerfs signalés par Naisse

chez plusieurs *Phalangiidae*. Ils correspondent aux nerfs principaux des premiers organes de Schneider des Araignées (Gabe 1954 *a*, Legendre 1954, Khüne 1959), et vraisemblablement aux nerfs intestinaux des Scorpions (Gabe, 1955).

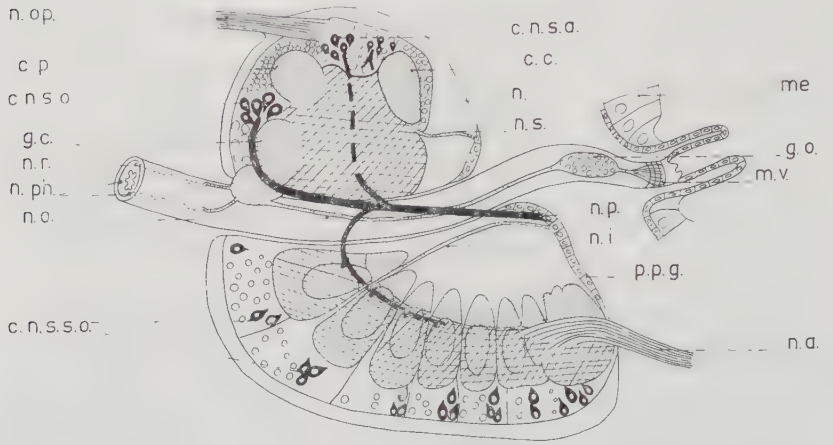


Fig. 69. — Schéma du système neurosécréteur de *Trogulus nepaeformis* ; *c. c.* = corps central ; *c. n. s. a.* = cellules neurosécrétrices aborales ; *c. n. s. o.* = cellules neurosécrétrices orales ; *c. n. s. s. o.* = cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes ; *c. p.* = *corpora pedunculata* ; *g. c.* = ganglion chélicérien ; *g. o.* = ganglion œsophagien ; *me.* = mésentéron ; *m. v.* = muscles circulaires de la valvule stomodéale ; *n.* = neurilemme ; *n. a.* = nerf abdominal ; *n. i.* = nerf inférieur des plaques paraganglionnaires ; *n. o.* = nerf œsophagien ; *n. op.* = nerf optique ; *n. p.* = nerf principal des plaques paraganglionnaires ; *n. p.* = nerfs pharyngiens ; *n. r.* = nerf rostral ; *n. s.* = nerf supérieur des plaques paraganglionnaires ; *p. p. g.* = plaques paraganglionnaires.

b. Cellules neurosécrétrices latérales (Pl. III, 2).

Naisse a décrit chez les *Phalangiidae* un petit groupe latéral de cellules neurosécrétrices, localisé au-dessus de la substance ponctuée des *corpora pedunculata*. D'après l'auteur, ces cellules ont, « au moment de la dernière crise de croissance », un cytopasme tout-à-fait phloxinophile dans lequel s'accumulent des grains de sécrétion colorables par les colorants du produit de neurosécrétion.

Chez *T. nepaeformis* une ou deux cellules neurosécrétrices ont une localisation identique. Elles ressemblent par leur taille et leur forme aux cellules orales, et se colorent en violet par la fuchsine paraldéhyde et en bleu violacé par le bleu alcian ; leur axone est dirigé vers la face ventrale et vers le plan sagittal, et rejoint vraisemblablement le nerf principal des plaques paraganglionnaires.

c. Cellules neurosécrétrices aborales et cheminement du produit de neurosécrétion.

Deux groupes de cellules neurosécrétrices sont situés dans la partie dorsale du cerveau près de la *medulla* visuelle ; ils correspondent

aux groupes aboraux des *Phalangiidae*. Chaque groupe est composé de 5 à 10 cellules, localisées entre la face interne de la *medulla* visuelle et le plan sagittal, figuré par une lame conjonctive. Ces cellules sont piriformes et de grande taille par rapport aux neurones banaux voisins (fig. 70) ; elles mesurent de 15 à 30 μ dans leur grand

Fig. 70. — Cellule neurosécrétrice cérébrale aborale ; *c. n.* = cellule nerveuse ; *c. n. s.* = cellule neurosécrétrice ; *m.* = medulla visuelle ; *n.* = neurilemme ; *t. c.* = tissu conjonctif. Fuchsine paraldéhyde-hémalun-picro-indigocarmin.

axe et de 12 à 18 μ dans leur petit axe. Leurs noyaux, arrondis, situés près du départ de l'axone, mesure 7 à 8 μ de diamètre, et renferment une chromatine moyennement dense, répartie en petites mottes et en grains irréguliers. Leur cytoplasme renferme un produit de sécrétion qui se colore en bleu-noir par l'hématoxyline chromique, en violet par la fuchsine paraldéhyde et en bleu vif par le bleu alcian. Le produit de sécrétion se présente sous la forme de petites gouttelettes et de tout petits granules, répartis de façon irrégulière dans le cytoplasme. Chez un même animal, certaines cellules peuvent être pratiquement vides, et d'autres chargées en produit de neurosécrétion.

De chaque côté, les axones de ces cellules (fig. 69) se dirigent dans un plan transversal en direction ventrale ; dans la partie inférieure du neuropile cérébral, ils se rapprochent du plan sagittal, cheminent ensuite vers l'arrière tout en se rapprochant du tube digestif, descendent enfin de chaque côté du tube digestif, et se fusionnent avec le nerf des cellules orales en avant de la limite postérieure du syncérébron.

d. Cellules dorso-postérieures et postérieures du cerveau.

Certains individus présentent quelques cellules neurosécrétrices dans l'écorce ganglionnaire dorso-postérieure du cerveau, en arrière de la *medulla* visuelle, près du corps central. Ces cellules sont plus volumineuses que les neurones voisins, et piriformes ; elles pos-

sèdent un noyau arrondi, et leur cytoplasme renferme un petit nombre de grains de sécrétion, irrégulièrement répartis, colorés en violet par la fuchsine paraldéhyde et en bleu clair par le bleu alcian. Leur axone est dirigé vers la face ventrale, mais le cheminement du produit de neurosécrétion est peu net et n'a pu être suivi.

Chez tous les individus, une cellule neurosécrétrice existe de chaque côté du cerveau, dans la région postérieure et latérale de l'écorce ganglionnaire. De même taille ou plus volumineuse que les neurones voisins selon les animaux, cette cellule, en général piriforme, possède un noyau arrondi et un cytoplasme dense ; celui-ci renferme un produit de sécrétion granuleux, abondant, présentant une affinité pour la fuchsine paraldéhyde et le bleu alcian. L'axone de cette cellule, est dirigé vers l'avant et vers le plan médian, mais la destinée du produit sécrété n'a pu être déterminée.

2. Cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes et cheminement du produit de neurosécrétion vers les plaques paraganglionnaires.

La masse nerveuse sous-œsophagienne renferme de nombreuses cellules neurosécrétrices ; celles-ci sont disposées métamériquement, sauf dans la région tout à fait postérieure de la masse nerveuse où leur métamérie disparaît en même temps que celle du système nerveux.

Chaque segment, du segment des pédipalpes à celui des pattes de la quatrième paire, renferme de 4 à 6 cellules neurosécrétrices, localisées dans la région postérieure de son écorce ganglionnaire ; ces cellules sont symétriquement disposées par rapport au plan sagittal ; certaines, toujours présentes, sont assez latérales, d'autres, qui ne s'observent que dans quelques cas, sont situées près de la cloison conjonctive sagittale des ganglions.

Les cellules neurosécrétrices sont volumineuses, et mesurent 25 µ dans leur grand axe et de 15 à 20 µ dans leur petit axe ; leur axone est en général dirigé latéro-dorsalement. Elles renferment un produit de sécrétion présentant des affinités pour l'hématoxyline chromique, la fuchsine paraldéhyde et le bleu alcian ; ce produit se présente sous la forme de très fins granules ou de gouttelettes plus ou moins régulièrement disposés dans le cytoplasme (fig. 71, Pl. III, 1).

De très fins granules de produit de neurosécrétion sont visibles au départ des axones, mais peu après, le cheminement axonal est peu net, ainsi que Gabe l'a noté chez *P. opilio*. Les axones semblent rejoindre les trachées segmentaires, situées dans le plan sagittal. Le cheminement du produit de neurosécrétion redevient visible à leur niveau, dans la moitié antérieure de la masse sous-œsophagienne ; il est représenté par deux traînées parasagittales épousant la courbure de la masse sous-œsophagienne (Pl. IV, 3), formées de flaques allongées, disposées en chapelet, rappelant l'aspect maintes fois décrit chez les Invertébrés. Ces deux traînées remontent jus-

qu'au niveau de l'œsophage, s'écartent un peu l'une de l'autre, puis se raccordent au cheminement du nerf principal des plaques paraganglionnaires, à peu près à l'endroit où arrivent les axones des cellules aborales (fig. 69).

Fig. 71. — Cellule neurosécrétrice (*c. n.*) de la masse sous-œsophagienne (ganglion des pattes 2) ; *n.* = neuropile ; *tr.* = trachée. Fuchsine paraldéhyde-hémalun-picro-indigocarmin.

3. Plaques paraganglionnaires.

Les plaques paraganglionnaires sont localisées à l'arrière du neuropile cérébral et sous-œsophagien, et représentent des différenciations du neurilemme ; elles occupent dans le neurilemme, de chaque côté du plan médian, une zone en forme de croissant très large, dont l'une des branches remonte un peu plus haut que le tube digestif, et dont l'autre s'étend nettement plus ventralement que l'œsophage et rejoint pratiquement sa symétrique ; la partie la plus large de chaque plaque occupe une zone postéro-latérale, au niveau de l'espace qui sépare le syncérébron de la masse sous-œsophagienne.

a. Innervation.

L'innervation des plaques paraganglionnaires est assurée par trois paires de nerfs : les nerfs principaux, les nerfs supérieurs et les nerfs inférieurs.

Nerfs principaux. Issus des cellules neurosécrétrices, ces nerfs, déjà décrits, abordent les plaques paraganglionnaires dans leur région médiane et y conduisent le produit de neurosécrétion (fig. 69).

Nerfs supérieurs des plaques paraganglionnaires (fig. 69, et Pl. II, 1). Les imprégnations argentiques permettent de mettre en évidence deux nerfs, symétriques par rapport au plan médian, qui innervent la partie dorsale des plaques paraganglionnaires.

Ces nerfs émergent de la face postérieure du cerveau, au tiers de sa hauteur, assez près l'un de l'autre, de chaque côté d'une grosse trachée cérébrale située dans le plan médian. Après un court trajet dans l'espace qui sépare le neuropile du neurilemme, ils s'écartent l'un de l'autre, et chacun rejoint la plaque paraganglionnaire qui lui correspond ; les fibres nerveuses se séparent, et se terminent entre les cellules de l'organe. Je n'ai pas observé de traces de produit de neurosécrétion le long de ces nerfs.

Nerfs inférieurs des plaques paraganglionnaires (fig. 69, et Pl. II, 1, 3). Les imprégnations argentiques mettent également en évidence deux nerfs sous-œsophagiens qui innervent les parties ventrales des plaques paraganglionnaires. Ces deux nerfs sont paramédians, plus internes que les nerfs principaux des plaques paraganglionnaires, et à peu près parallèles à la face inférieure de l'œsophage. Les axones qui les constituent deviennent visibles dans la partie dorsale de la masse sous-œsophagienne, entre deux paquets de fibres transversales, dont l'un réunit à la fois les ganglions des chélicères et ceux des pédipalpes et l'autre ceux des pattes 1. Ils cheminent ensuite en direction postérieure dans la travée conjonctive qui réunit les ganglions des pédipalpes au neurilemme. Ils décrivent une courbe à concavité latéro-ventrale avant de rejoindre les plaques paraganglionnaires, dans lesquelles leurs fibres se dispersent et se terminent après un parcours sinueux.

L'origine de ces nerfs n'a pu être déterminée, et, malgré des recherches soigneuses, je n'ai jamais pu déceler sur leur parcours la moindre trace de produit de neurosécrétion.

b. Structure.

Les plaques paraganglionnaires ont une structure relativement simple ; elles sont constituées d'une couche fibreuse, d'une couche cellulaire et de fibres nerveuses (fig. 72, 73, et Pl. IV, 4).

La couche fibreuse, semblable à celle du neurilemme, les limite du côté du sinus sanguin.

La couche cellulaire est beaucoup plus épaisse que celle du neurilemme, et mesure le plus souvent de 10 à 20 μ d'épaisseur. Ses cellules possèdent un noyau arrondi et un cytoplasme dense, finement grenu, acidophile, et renfermant quelques granules assez volumineux qui se colorent par la phloxine.

La couche cellulaire renferme de nombreuses fibres nerveuses à trajets sinueux, provenant des nerfs principaux et des nerfs supérieurs et inférieurs. Ces fibres s'observent dans les lacunes de la couche cellulaire et jusque sous la couche fibreuse, qu'elles ne traversent cependant pas.

Des flaques de produit de sécrétion, en plus ou moins grande abondance selon les individus, sont localisées dans les lacunes de la couche cellulaire et le long de certaines fibres nerveuses ; elles sont plus abondantes dans la zone d'arrivée des nerfs principaux que dans les autres parties des plaques paraganglionnaires. Ces flaques

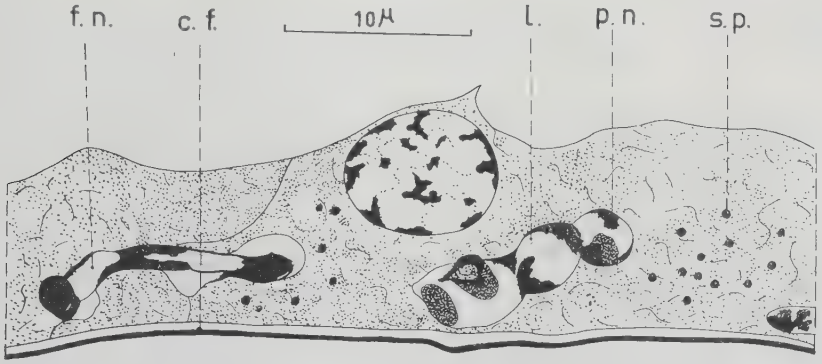


Fig. 72. — Section d'une plaque paraganglionnaire, moyennement chargée en produit de neurosécrétion ; *c. f.* = couche fibreuse ; *f. n.* = fibre nerveuse ; *l.* = lacune ; *p. n.* = flaque de produit de neurosécrétion ; *s. p.* = granule de sécrétion phloxinophile. Coloration au bleu alcian — hémalun — phloxine.

sont de formes et de tailles très variées, mais elles sont particulièrement volumineuses lorsque ces organes sont bourrés de produit de neurosécrétion. A très fort grossissement, leur structure n'apparaît pas homogène, mais granuleuse. La plupart de ces flaques sont colo-

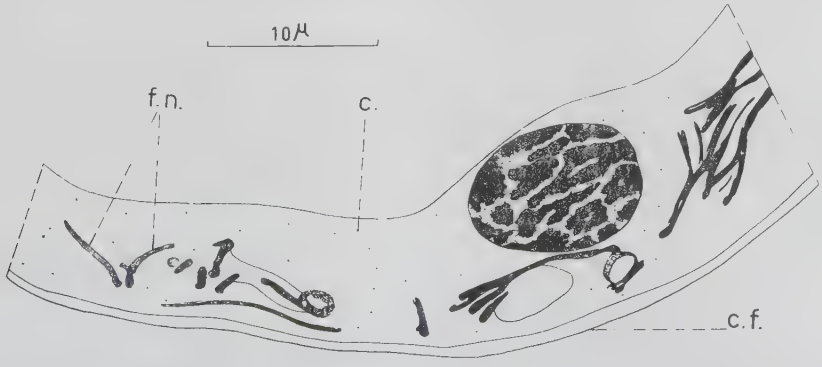


Fig. 73. — Section d'une plaque paraganglionnaire ; *c.* = cellule ; *c.f.* = couche fibreuse ; *f. n.* = fibres nerveuses. Imprégnation argentique.

rées en bleu clair par le bleu alcian, certaines, cependant, se colorent à la fois en bleu et en rose. Il faut noter qu'il existe souvent quelques flaques entièrement colorées en rose par la phloxine.

Chez *T. nepaeformis*, le produit de neurosécrétion cérébral et sous-œsophagien s'accumule donc dans les plaques paraganglionnaires, puis passe vraisemblablement dans la circulation sanguine ; les cellules des plaques paraganglionnaires ont une sécrétion propre, acidophile, comme chez *P. opilio*, d'après Gabe.

C. — Neurosécrétion chez les *Ischyropsalidae*.

Le système neurosécréteur des *Ischyropsalidae* est du même type que celui de *Trogulus nepaeformis* ; les cellules neurosécrétrices et les plaques paraganglionnaires occupent un emplacement identique, et présentent, en général, les mêmes caractéristiques.

Les cellules neurosécrétrices cérébrales comprennent de chaque côté : six à dix cellules orales, quatre à six cellules aborales, deux à cinq cellules situées en arrière de la *medulla* visuelle, et une cellule, rarement deux, localisées dans l'écorce ganglionnaire latérale et postérieure du cerveau. Elles sont en général piriformes et plus volumineuses que les neurones banaux ; leur noyau, sub-central, arrondi, renferme une chromatine en petites mottes clairsemées ; leur cytoplasme est plus ou moins chargé en produit de neurosécrétion. Chez les adultes d'*I. helwigii müllneri* et d'*I. strandi* récoltés en été dans des grottes, le produit de neurosécrétion est particulièrement abondant ; il est finement granuleux dans les cellules orales (Pl. III, 5), tandis que le cytoplasme des cellules aborales se colore presque uniformément par les colorants du produit de neurosécrétion. Chez les adultes d'*I. luteipes* récoltés à la même époque dans les grottes, le produit de neurosécrétion est extrêmement rare dans les cellules.

La masse sous-œsophagienne renferme de 2 à 5 cellules neurosécrétrices dans chacun des segments. Chez *I. helwigii müllneri* et *I. strandi*, ces cellules sont chargées en produit de neurosécrétion finement grenu, disposé en plages étendues, ou ne laissant qu'une auréole claire à quelques distance du noyau (Pl. III, 6) ; la partie proximale des axones est parfois bourrée de produit de neurosécrétion.

Les trois espèces étudiées ne montrent aucune trace de cheminement du produit de neurosécrétion.

Les plaques paraganglionnaires renferment des flaques de produit de neurosécrétion de taille très variée, colorées en bleu vif par le bleu alcian et en violet pourpre par la fuchsine paraldéhyde. Ces flaques sont particulièrement abondantes dans la zone d'arrivée des nerfs principaux. Le cytoplasme de certaines cellules des plaques paraganglionnaires d'*I. luteipes* et d'*I. helwigii müllneri* renferme un nombre assez élevé de granules colorables par la phloxine.

D. — Neurosécrétion chez les *Phalangodidae*.

Le syncérébron de *Scotolemon lespesi* renferme une dizaine de cellules neurosécrétrices orales, une trentaine de cellules aborales, quatre à six cellules latérales et autant de cellules latéro-postérieures. Les cellules aborales sont rejetées à la partie dorso-postérieure du cerveau, du fait que celui-ci a basculé vers l'arrière, tandis que les autres cellules ont une situation identique à celle qu'elles occupent chez les Palpatores.

Chaque paire de ganglions de la masse nerveuse sous-œsophagienne possède de quatre à six cellules neurosécrétrices, symétriquement disposées par rapport au plan médian, et situées soit très près les unes des autres, soit très latéralement.

Les cellules neurosécrétrices présentent un certain nombre de caractères communs. Elles sont, en général, piriformes, et possèdent un noyau arrondi ou ovale, renfermant une chromatine en mottes clairsemées et un nucléole, plus rarement deux ; leur cytoplasme renferme un produit de sécrétion granuleux, coloré en violet pourpre par la fuchsine paraldéhyde et en bleu vif par le bleu alcian (Pl. III, 3, 4).

La taille des cellules neurosécrétrices est assez variée, et toujours supérieure à celles des neurones qui les entourent, les cellules orales étant les plus volumineuses. Le cytoplasme de ces dernières est assez clair et leur produit de sécrétion peu dense, tandis que celui des autres cellules est plus abondant.

Le trajet des axones des cellules neurosécrétrices est marqué, en de nombreux endroits, par des traînées de produit de neurosécrétion en forme de chapelets, formées de gouttelettes plus ou moins allongées particulièrement visibles. Les cheminements observés sont les suivants :

— un cheminement dans le neuropile des ganglions chélicériens, au-dessus et de chaque côté de l'œsophage, provenant vraisemblablement des cellules orales (Pl. IV, 1) ;

— un cheminement dans le neuropile des ganglions des pédipalpes, rejoignant le précédent au niveau du tube digestif, et provenant vraisemblablement des cellules neurosécrétrices de ce ganglion ;

— un cheminement dans la partie dorsale de la masse sous-œsophagienne, qui se présente sous la forme de deux traînées parasagittales très nettes, épousant la courbure de la masse nerveuse ; dirigées d'arrière en avant puis verticales, ces traînées rejoignent le cheminement des cellules orales de chaque côté de l'œsophage, au niveau de la face postérieure du syncérébron ;

— un cheminement dans la partie postérieure du syncérébron, provenant vraisemblablement des cellules aborales ; les deux traînées, parasagittales et verticales, s'écartent l'une de l'autre et

passent de chaque côté de l'œsophage, puis se dirigent latéralement et postérieurement vers les plaques paraganglionnaires qu'elles atteignent indépendamment des nerfs principaux.

Le cheminement est, en revanche, peu net dans les nerfs principaux, au niveau du neuropile qui borde les faces latérales de l'œsophage, mais le redevient entre la face postérieure du syncérébron et les plaques paraganglionnaires ; dans cette région, de chaque côté, un gros nerf (nerf principal), non enveloppé dans un périnèvre, décrit une courbe à concavité latérale, et présente à sa périphérie de grosses flaques de produit de neurosécrétion.

Le produit de neurosécrétion s'accumule dans deux plaques paraganglionnaires dont la situation et l'aspect sont à peu près identiques à ceux des Palpatores (Pl. IV, 2). Ces plaques sont, cependant, moins étendues que celles de *T. nepaeformis,* et occupent une petite zone dans les parties latéro-postérieures du neurilemme, au niveau de l'espace qui sépare le syncérébron de la masse nerveuse sous-œsophagienne. Leur couche cellulaire est formée de cellules très hautes, et renferme, le plus souvent, un grand nombre de flaques de produit de neurosécrétion en forme de grain de riz.

E. — Neurosécrétion chez les *Sironidae.*

Le syncérébron de *Siro rubens* renferme deux ou trois cellules orales, quatre à six cellules aborales, deux cellules latérales et deux cellules latéro-postérieures, dont le produit de sécrétion présente les mêmes affinités tinctoriales pour la fuchsine paraldéhyde et le bleu alcian.

Les cellules orales, situées près du plan médian au-dessus de l'œsophage, ont un cytoplasme clair et très peu chargé en produit de neurosécrétion ; de ce fait, elles sont très peu visibles.

Les cellules aborales sont rejetées dans la moitié inférieure de l'écorce ganglionnaire postérieure du syncérébron, du fait que le cerveau est basculé vers l'arrière ; localisées de part et d'autre du plan médian, elles sont volumineuses, piriformes, et leur cytoplasme est fortement chargé en produit de neurosécrétion granuleux.

Les cellules latérales et latéro-postérieures sont plus petites que les cellules aborales ; les premières sont situées près de la face dorsale du cerveau, assez latéralement, et contre le neuropile des *corpora pedunculata,* les secondes ont la même situation que dans les autres groupes.

Chaque paire de ganglions de la masse sous-œsophagienne renferme deux à quatre cellules neurosécrétrices, mais cette disposition métamérique disparaît dans la partie postérieure de la masse nerveuse. Les cellules neurosécrétrices sont beaucoup plus volumineuses dans la partie postérieure que dans la partie antérieure de la masse sous-œsophagienne.

Aucun cheminement du produit de neurosécrétion n'est visible.

Un organe analogue aux plaques paraganglionnaires des autres Opilions existe à l'arrière du syncérébron, au-dessus de l'œsophage. C'est une différenciation du neurilemme en forme de languette verticale, médiane, située dans la moitié inférieure de la face postérieure du neurilemme cérébral, et qui est en contact avec un prolongement antérieur de l'aorte. Elle est formée d'une mince couche fibreuse externe, et d'une couche interne constituée de quelques cellules épaisses, à cytoplasme vacuolaire. Quelques grains de produit de neurosécrétion peuvent être décelés dans les lacunes de la couche cellulaire.

Le système neurosécréteur de *S. rubens* est du même type que celui des autres Opilions, mais il s'en différencie par la présence d'une seule plaque paraganglionnaire médiane.

F. — Comparaison avec les autres Arthropodes.

Les cellules neurosécrétrices sont relativement nombreuses dans le syncérébron et la masse nerveuse sous-œsophagienne des Opilions, de même que chez les autres Arachnides étudiés : Scorpions, Pseudoscorpions, Acariens (Gabe, 1955), Araignée (Gabe 1954 *a*, Legendre 1954, 1959, Khüne 1959), Solifuges (Junqua, 1957), Palpigrades (Juberthie C et L, 1963).

Le produit de sécrétion des cellules cérébrales et sous-œsophagiennes s'accumule dans les plaques paraganglionnaires. Chez les autres Arachnides, le produit de sécrétion des cellules cérébrales rejoint des organes différents selon les groupes mais homologues des plaques paraganglionnaires : « ganglions stomatogastriques » de Police des Scorpions, organes parapharyngiens des Pseudoscorpions, organes de Schneider des Araignées, plaques paraganglionnaires des Acariens. La destinée du produit de sécrétion des cellules de la masse nerveuse sous-œsophagienne des autres Arachnides est, en revanche, pratiquement inconnue ; d'après Legendre (1961), cependant, le produit de sécrétion d'une partie des cellules neurosécrétrices de la masse nerveuse sous-œsophagienne d'une Mygale semble passer directement dans le sang au niveau des artères métamériques. Il apparaît, donc, que le cheminement du produit de sécrétion des cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes jusqu'aux plaques paraganglionnaires est le fait le plus important qui ait été mis en évidence dans cette étude. Chez les Insectes, le cheminement du produit de neurosécrétion des cellules neurosécrétrices du ganglion sous-œsophagien est décelable dans le trajet intraganglionnaire du nerf qui se rend aux *corporata allata* (Ephémères) ou à la glande ventrale (Odonates), ou bien il peut être suivi jusqu'à la glande ventrale (*Tenebrio molitor*) (Gabe, 1954 *c*) ; celui du produit de sécrétion des ganglions thoraciques ou abdominaux est inconnu ou peu net (Geldiay, 1959). Chez les Myriapodes Symphyles

(Juberthie-Jupeau, 1963) les axones des cellules neurosécrétrices ventrales du ganglion sous-œsophagien rejoignent deux cheminements parasagittaux provenant des cellules protocérébrales des lobes latéraux et postérieurs ; le produit de neurosécrétion des cellules neurosécrétrices ventrales de la chaîne nerveuse semble également s'unir à deux coulées parasagittales, qui sont peut-être la continuation des précédentes. Chez les Chilopodes (Scheffel, 1961), le produit des cellules neurosécrétrices situées dans la partie postérieure de chaque ganglion de la chaîne nerveuse rejoint le cœur.

Le cheminement du produit de sécrétion de toutes les cellules neurosécrétrices vers les mêmes organes est loin d'être un fait général, et, il n'est connu, à ce jour, que chez les Opilions. Chez les Insectes, les *corpora cardiaca* reçoivent le produit de sécrétion des cellules protocérébrales par l'intermédiaire des *nervi corporis cardiaci* I et II (Weyer 1935, Hanström 1938, 1940, B. et E. Scharrer 1954, B. Scharrer 1952, Gabe, 1954*c*, Johansson 1958), et vraisemblablement le produit des cellules sécrétrices du tritocérébron par l'intermédiaire des *nervi corporis cardiaci* III (Dupont-Raabe 1956, Raabe 1963). Chez les Myriapodes deux systèmes existent : d'une part, un système cellules protocérébrales - glandes céphaliques (Symphyles) ou glandes cérébrales (Diplopodes, Chilopodes), d'autre part, un système formé par d'autres cellules protocérébrales, et parfois par des cellules deutocérébrales (Symphyles) et le cheminement de leur produit dans le collier péri-œsophagien jusque dans la chaîne nerveuse (Gabe 1952, 1953*a*, Palm 1955, Sahli 1958, 1962, Prahbu 1959, 1961, Gersch 1960, Juberthie-Jupeau 1961*b*, 1963).

Chez les Arthropodes, autres que les Opilions et les Acariens, les axones des cellules protocérébrales sont très longs et se continuent plus loin que le neurilemme, pour se rendre à des organes, en général, rétrocérébraux. Chez les Oligochètes, en revanche, les axones des cellules cérébrales sont très courts et se terminent dans le neuropile cérébral (B. Scharrer 1937, E. et B. Scharrer 1937, Harms 1948, Hubl 1953, Herlant-Meewis 1955, Aros et Vigh 1961, Juberthie et Meštrov 1962). La position particulière, dans le neurilemme, des organes d'accumulation des Opilions, qui semble intermédiaire entre les deux précédentes, ne semble pas primitive ; elle est plutôt liée à l'extrême condensation de leur système nerveux.

Chapitre III.

FORMATIONS « GLANDULAIRES » DANS LE SYSTÈME NERVEUX DES OPILIONS.

A. — Structure des formations « glandulaires ».

1. Chez les adultes.

J'ai mis en évidence dans le cerveau des Opilions, ainsi que dans la masse nerveuse sous-œsophagienne de certaines espèces, des formations très particulières que je désigne provisoirement sous le nom de formations « glandulaires ».

Chez les *Ischyropsalidae* (*I. luteipes* et *I. helwigii müllneri*) ces formations, au nombre de 8, sont localisées dans les *globuli* des *corpora pedunculata* (fig. 74) ; de chaque côté, deux sont localisées dans la zone dorsale et antérieure des *globuli*, et deux dans leur zone latérale externe. Chez *I. strandi* il n'existe, de chaque côté, que deux formations de ce type.

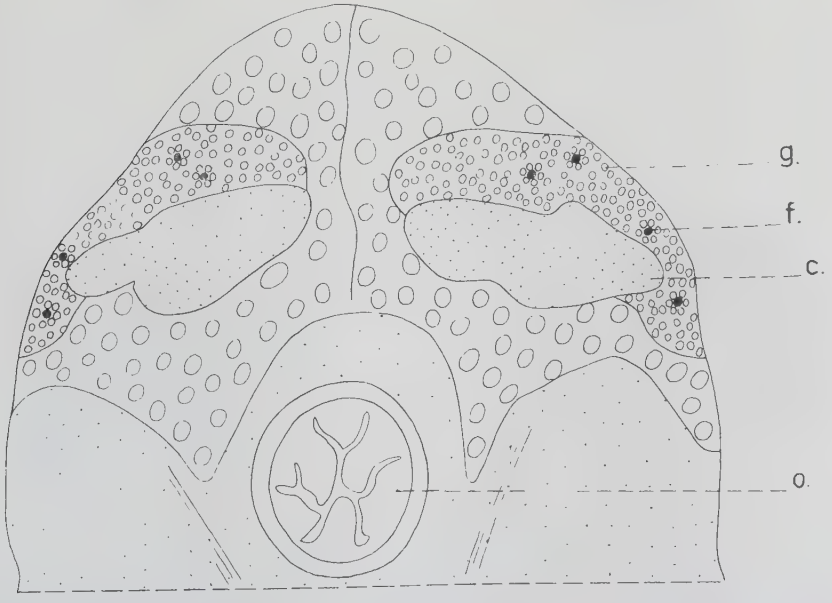


Fig. 74. — Schéma de l'emplacement des « formations glandulaires » chez *Ischyropsalis luteipes* (coupe transversale) ; *c.* = *glomeruli* des *corpora pedunculata* ; *f.* = formation « glandulaire » ; *g.* = *globuli* des *corpora pedunculata* ; *o* = œsophage.

Chez *I. luteipes*, que je prends comme type, ces formations, subsphériques, sont constituées d'une seule couche de cellules délimitant une cavité centrale de 7 à 9 μ de diamètre, en majeure partie occupée par une substance presque homogène, le plus souvent subsphérique (fig. 75 *a*). Les cellules, de dix à quinze environ, dépourvues d'axones, ont un noyau parfois arrondi, de 4 à 5 μ de diamètre, parfois ovale, sans nucléole visible, et renfermant une chromatine très dense ; leur cytoplasme, peu abondant, sans produit de sécrétion décelable, se différencie de celui des neurones des *globuli* par son aspect radié. La substance qui remplit la cavité centrale se colore intensément par la fuschine paraldéhyde, le bleu alcian après oxydation permanganique, le P.A.S., et l'érythrosine, mais ne se colore pas par le bleu alcian non oxydé, à pH 2,5. Chez certains animaux adultes, le cytoplasme des cellules est très peu abondant,

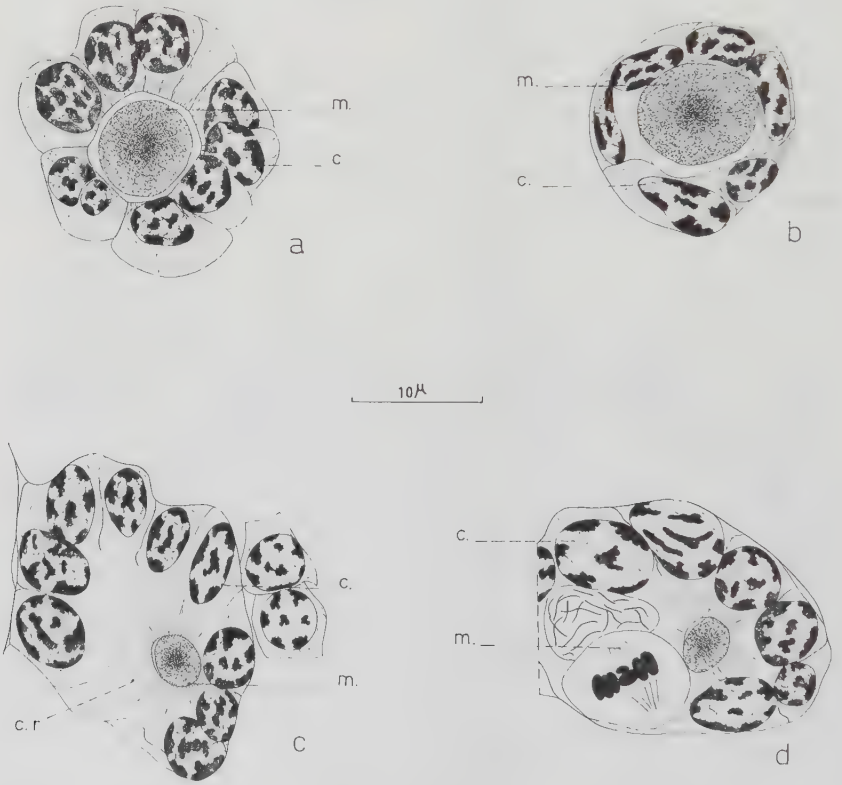


Fig. 75. — Formations « glandulaires » chez *Ischyropsalis luteipes*. — *a* et *b*. Deux aspects de ces formations chez des adultes. — *c*. Formation « glandulaire » dorsale et antérieure chez une troisième nymphe. — *d*. Formation « glandulaire » d'une troisième nymphe, 3 jours avant la mue ; *c*. = cellule ; *c. r.* = cytoplasme radié ; *m*. = mitose ; *s. c.* = substance centrale. Fuchsine paraldéhyde-hémalun-picro-indigocarmin.

leur noyau est aplati, mais la substance centrale atteint 10 à 11 μ de diamètre (fig. 75 *b*). Ces formations semblent closes.

Chez *Trogulus nepaeformis* quatre formations « glandulaires » sont localisées dans chacun des *globuli* des *corpora pedunculata* : une latéro-externe, une antérieure et deux latéro-dorsales. La formation antérieure (Pl. IV, 6), située au-dessus de la sortie du nerf des chélicères, est particulièrement développée. Elle est constituée d'une trentaine de cellules disposées en une ou deux couches ménageant une grande cavité centrale, en partie occupée par une masse subsphérique ayant les mêmes affinités tinctoriales que chez *I. luteipes*. Les noyaux de ces cellules ont le même aspect que ceux des *globuli*, et, dans certains, on peut distinguer un petit nucléole ; leur cytoplasme, peu abondant, est radié dans sa partie en contact avec la cavité centrale.

Chez *Scotolemon lespesi*, trois formations peuvent, en général, être mises en évidence de chaque côté, dans les régions latérales et latéro-dorsale des *globuli* des *corpora pedunculata*. Ces formations, situées dans la partie périphérique de l'écorce ganglionnaire du cerveau, près du neurilemme cérébral, sont sphériques ou hémisphériques, et constituées de dix à quinze cellules à cytoplasme très réduit. Leur cavité centrale est, en général, occupée par une masse sphérique, ovoïde ou irrégulière, de 4 à 5 μ ; cette masse est parfois écailleuse à sa périphérie, et plus claire et homogène en son centre.

La masse nerveuse sous-œsophagienne présente dans la partie postérieure de son écorce ganglionnaire, près du neurilemme, deux formations du même type, symétriquement disposées de part et d'autre du plan sagittal. Ces formations, sub-sphériques, sont souvent volumineuses ; leurs cellules ont un cytoplasme assez abondant et un noyau dont la taille est identique à celle du noyau des neurones voisins.

Chez *Siro rubens*, du fait de la position particulière des *globuli*, deux formations seulement ont conservé une position antérieure et latérale, les autres, au nombre de deux, sont situées dans la région médio-dorsale et dans la région médio-postérieure du cerveau. Elles sont petites, leurs cellules ont un cytoplasme très peu abondant et clair, leur substance centrale est peu volumineuse.

Deux formations semblables existent dans les parties latérales et tout-à-fait postérieures de l'écorce ganglionnaire de la masse nerveuse sous-œsophagienne.

2. Chez les nymphes.

Les nymphes possèdent des formations glandulaires plus développées que celles des adultes, mais qui sont identiques quant à leur nombre et leur situation.

Chez la troisième nymphe d'*I. luteipes*, par exemple, (fig. 75 *c*), ces formations sont volumineuses et nettement limitées par une membrane ; les cellules qui les constituent sont hautes, leur noyau

est basal, et leur cytoplasme est radié et abondant ; le cytoplasme des cellules de certaines formations est légèrement fuchsinophile, et renferme de petits granules colorés par la fuchsine paraldéhyde, ce qui semble indiquer que la substance centrale est un produit de sécrétion élaboré par ces cellules. Le volume de la cavité centrale et de la substance qui l'occupe sont nettement plus petits que chez l'adulte (Pl. IV, 5).

La membrane qui limite l'une des formations dorsales enserre également une vingtaine de cellules nerveuses dont les axones forment un nerf qui pénètre dans la partie latérale des *corpora pedunculata*. La transition entre les cellules de la formation glandulaire, dépourvues d'axone, et ces cellules nerveuses est insensible, de sorte qu'il est difficile de dire si cette formation est purement glandulaire, ou si elle est composée d'une partie glandulaire et d'une partie nerveuse.

Les cellules et la substance centrale de ces formations gardent le même volume pendant la durée d'un cycle d'intermue. Le volume des noyaux, par contre, augmente un peu avant l'exuviation, et des mitoses apparaissent dans les jours qui la précèdent (fig. 75 *d*). On observe régulièrement, par exemple chez des animaux fixés trois jours avant l'exuviation, une ou parfois deux mitoses dans deux ou trois de ces formations.

Aucune image ne montre nettement l'élimination du produit de sécrétion. On note parfois des images qui pourraient être interprétées comme le départ d'un canal, mais auquel aucune formation ne fait suite au-delà des cellules ; il s'agit, peut-être, d'un simple écartement local de deux membranes cellulaires.

Chez la première nymphe de *Scotolemon lespesi*, les formations du cerveau sont plus volumineuses que chez l'adulte ; la structure concentrique de la masse centrale est souvent très apparente.

B. — **Comparaisons.**

Les formations des Opilions sont à rapprocher par leurs caractères morphologiques et cytologiques des « organes glandulaires » décrits dans le cerveau des Solifuges par Junqua (1957, 1963). Dans les deux groupes, le noyau des cellules renferme une chromatine dense, et le cytoplasme, radié, présente, au moins à certains stades du développement, une activité sécrétoire ; le produit de sécrétion s'accumule en une masse centrale douée d'affinités tinctoriales identiques ; des mitoses se produisent au cours du cycle d'intermue. Les formations des Solifuges sont, cependant, plus volumineuses, et moins incorporées dans l'écorce ganglionnaire que celles des Opilions.

Junqua homologue les organes des Solifuges aux organes ventraux des Pycnogonides (Duboscq 1920, Sanchez 1959), des Scolopendres (Heymons, 1901) et des Péripates (Kennel 1885, 1888, Balfour 1883,

Saint-Remy 1890, Dakin 1920, Cuénot 1949, Gabe 1954*d*). Les formations « glandulaires » des Opilions et les organes précédemment cités pourraient donc être homologues, mais seule l'étude de leur origine embryologique montrerait s'ils dérivent d'organes ventraux, chez les Opilions.

Ces formations « glandulaires » dont les cellules sont dépourvues d'axones, sont totalement différentes des cellules neurosécrétrices, bien que leur substance centrale se colore par la fuchsine paraldéhyde et le bleu alcian après oxydation permanganique en milieu acide. Chez tous les Opilions étudiés, elles coexistent avec les cellules neurosécrétrices, et il en est de même chez les Péripates ; il en est vraisemblablement de même chez tous les animaux.

Ces formations jouent-elles un rôle physiologique chez les Opilions ? En l'absence d'image montrant l'élimination du produit de sécrétion, et d'étude expérimentale, il n'est pas possible de répondre à cette question.

Chez les Péripates le noyau de substance homogène « se rapproche de la substance cuticulaire » d'après Saint-Remy (1890) ; Cuénot (1949), en revanche, envisage un rôle endocrine pour ces formations; Junqua émet la même hypothèse pour les formations des Solifuges.

RÉSUMÉ DE LA SIXIÈME PARTIE.

1. Structure du syncérébron et du système sympathique stomato-gastrique.

Le syncérébron de tous les Opilions est constitué sur le même type, mais celui des *Phalangodidae* (*Scotolemon lespesi*) et des *Sironidae* (*Siro rubens*) a basculé vers l'arrière.

Le système stomato-gastrique de *Trogulus nepaeformis* comprend, en plus du nerf rostral et du nerf récurrent présents chez tous les Opilions étudiés, deux nerfs pharyngiens dirigés vers l'avant, qui innervent la musculature du pharynx, et deux nerfs œsophagiens, dirigés vers l'arrière, qui innervent la musculature circulaire de la valvule stomodéale. Chacun des nerfs œsophagiens traverse un organe œsophagien, situé contre la face externe de l'œsophage, et qui est peut-être homologue des seconds organes de Schneider des Araignées.

2. Système neurosécréteur des opilions.

Le système neurosécréteur des *Sironidae*, des *Phalangodidae*, des *Ischyropsalidae* et des *Trogulidae* est décrit ; il se révèle du même type que celui des *Phalangiidae*.

Le système neurosécréteur des Opilions comprend des cellules neurosécrétrices cérébrales (orales, aborales, latérales et latéro-postérieures) et des cellules neurosécrétrices dans chacun des segments de la masse nerveuse sous-œsophagienne. Les axones des cellules neurosécrétrices cérébrales et sous-œsophagiennes conduisent le produit de neurosécrétion à deux plaques paraganglionnaires chez les Palpatores et les Laniatores *Phalangodidae*, et à une seule plaque paraganglionnaire chez les *Sironidae* (*Siro rubens*). Ces organes, situés dans la partie postérieure du système nerveux, sont des différenciations du neurilemme dans lesquelles se terminent les axones des cellules neurosécrétrices ; ils renferment des flaques de produit de neurosécrétion, et certaines de leurs cellules présentent une sécrétion propre, acidophile. Ils représentent une zone du neurilemme spécialisée dans l'accumulation, et la décharge dans le sang, du produit de neurosécrétion. Chez *Trogulus nepaeformis*, j'ai mis en évidence deux paires de nerfs, une supérieure d'origine cérébrale et une inférieure d'origine sous-œsophagienne, qui ne semblent pas en relation avec des cellules neurosécrétrices, et qui se terminent, également, dans les plaques paraganglionnaires.

Le produit de neurosécrétion des cellules sous-œsophagiennes se rend aux plaques paraganglionnaires. Il en résulte que chez les Opilions le produit de sécrétion de toutes les cellules neurosécrétrices se rend aux mêmes organes d'accumulation.

3. Formations « glandulaires » dans le système nerveux.

Des formations énigmatiques, peut-être glandulaires, en nombre fixe, sont décrites dans les *globuli* des *corpora pedunculata*, des *Trogulidae*, des *Ischyropsalidae*, des *Phalangodidae* et des *Sironidae*, ainsi que dans la partie postérieure de l'écorce ganglionnaire de la masse nerveuse sous-œsophagienne de *Siro rubens* et de *Scotolemon lespesi*. Elles sont sphériques et constituées d'une ou deux couches de cellules ménageant une cavité centrale dans laquelle se trouve une substance homogène ou non. Chez les nymphes d'*I. luteipes*, le cytoplasme des cellules présente une activité sécrétoire, et à chaque cycle d'intermue certains noyaux présentent une activité mitotique. Chez les adultes, le cytoplasme des cellules ne présente pas d'activité sécrétoire et ces formations semblent avoir régressé. Elles se rapprochent de formations analogues décrites chez les Solifuges, et peut-être des organes ventraux des Scolopendres, des Pycnogonides et des Péripates.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

J'ai étudié, dans le présent travail, la reproduction et le développement de plusieurs espèces d'Opilions appartenant aux diverses familles européennes et vivant dans des biotopes différents. J'ai été conduit à rechercher les relations entre certains facteurs écologiques, le développement et la fécondité, puis à étudier l'influence de la température sur la morphogenèse au cours de la période embryonnaire, et enfin à décrire le système neurosécréteur par l'intermédiaire duquel les facteurs écologiques agissent vraisemblablement après la période embryonnaire. J'ai étudié, par ailleurs, les régressions morphologiques chez les adultes de certaines espèces, en relation avec leur position phylétique et leur mode de vie.

J'ai donné un résumé détaillé des résultats obtenus à la fin de chaque partie de ce travail ; je soulignerai donc, seulement, les principaux résultats obtenus et les conclusions auxquelles ils conduisent.

La durée de vie adulte des Opilions varie selon les espèces ; elle atteint quatre à six ans chez les Cyphophthalmes, deux à quatre ans chez les *Phalangodidae*, et quelques mois seulement chez les *Phalangiidae*. La fécondité est faible chez les Cyphophthalmes et les *Phalangodidae*, c'est-à-dire chez les espèces, appartenant à des lignées anciennes, qui se rencontrent dans les mousses, le sol ou les grottes, et chez lesquelles la durée de vie est longue ; elle est, en revanche, forte chez les *Phalangiidae* qui peuplent les herbes, et chez lesquels la durée de vie est courte.

En ce qui concerne la reproduction, l'appareil génital des Cyphophthalmes diffère de celui de Laniatores et des Palpatores ; chez les premiers, la spermatogenèse aboutit à la formation de « boules spermatiques » qui contiennent des spermatozoïdes, tandis que chez les seconds elle aboutit à la formation de sperme libre transmis à la femelle au cours du coït.

L'étude du développement embryonnaire et du développement larvaire m'a permis de décrire leurs différents stades, d'en donner la chronologie, et de montrer que l'éclosion est plus précoce chez les Cyphophthalmes que chez les autres Opilions ; elle se situe, en effet, chez les premiers, avant que les processus préparatoires à la mue n'aient commencé, tandis que chez les Laniatores et les Palpatores elle a lieu lorsqu'ils sont terminés.

Le développement embryonnaire de certaines espèces s'effectue de façon normale aussi bien en atmosphère presque saturée ou saturée en vapeur d'eau, que dans l'eau. Les œufs absorbent une certaine quantité d'eau, ce qui entraîne une augmentation de leur taille et de leur poids.

L'étude de l'optimum thermique et des températures létales au cours du développement m'a permis de montrer que le développement embryonnaire des espèces épigées se rapporte au moins à deux types : le premier, qui est propre aux espèces dont les œufs se développent en été, est caractérisé par un optimum thermique relativement élevé et une durée relativement courte ; le second, qui se rencontre chez les espèces dont les œufs se développent en hiver, sans arrêt obligatoire de développement, se caractérise par un optimum thermique relativement bas, une température létale supérieure peu élevée, une grande résistance aux températures inférieures à 0°C, et une durée relativement longue.

Les températures supra-optimales, à des intensités qui se rencontrent à certaines périodes de l'année dans le biotope des espèces dont le développement embryonnaire est hivernal, provoquent des malformations au cours du développement embryonnaire. Les principales monstruosités des appendices (symélie, hétérosymélie, polymélie, schistomélie) ainsi que la cyclopie, qui, pour la plupart, n'étaient connues chez les Arthropodes que par quelques cas spontanés, ont été produites expérimentalement en soumettant des œufs à 20° C et 23° C pendant la deuxième phase de leur développement embryonnaire. Les appendices sont fusionnés article par article, par leur face ventrale dans le cas des symélies, et pratiquement par leur face dorsale dans celui des hétérosymélies ,les deux appendices subissant dans ce cas une rotation en sens inverse voisine de 90° ; le matériel cellulaire des ébauches des appendices est déterminé au moment de leur fusion, et aucun phénomène de régulation n'intervient. De ce fait, les hétérosymélies obtenues expérimentalement permettent d'établir les homologies entre les articles des appendices les plus modifiés (chélicères, pédipalpes) et les articles des pattes, en particulier des pattes de la quatrième paire, qui se rapprochent le plus de l'appendice primitif arachnidien. L'étude des cas obtenus montre que l'article basal et la main des chélicères, ainsi que le tarse des pédipalpes, sont des proto-articles, dont la croissance en longueur est faible au cours du développement embryonnaire, et, qui, ne se divisant pas, correspondent à un plus ou moins grand nombre d'articles des pattes.

La fécondité des femelles est influencée par les températures auxquelles elles sont soumises lorsqu'elles sont adultes ; chez *Odiellus gallicus*, de plus, l'accélération du développement embryonnaire et post-embryonnaire par des températures voisines de l'optimum thermique provoque chez les femelles une diminution du diamètre des œufs pondus.

Au point de vue des modifications morphologiques, la régression de l'appareil visuel s'est faite chez des espèces appartenant à des familles très différentes, et vivant dans des milieux divers (muscicole, humicole, endogé, cavernicole), mais présentant un certain nombre de facteurs écologiques communs. Cette régression n'est donc pas déclenchée par la vie cavernicole, et ses premiers stades

sont le plus souvent à rechercher chez les espèces vivant dans les milieux muscicoles ou endogés ; l'étude histologique des yeux montre, du reste, que les espèces muscicoles appartenant à des lignées présentant ce phénomène possèdent des yeux moins développés que ceux des Opilions les plus épigés (*Phalangiidae*). La décoloration des téguments des adultes, se fait par disparition du pigment hypodermique, décoloration de la cuticule et diminution de son épaisseur. La régression de l'appareil visuel et la décoloration des téguments ne sont pas synchrones.

Les Opilions présentent un allongement des appendices de plus en plus net et une subdivision du tarse en faux articles de plus en plus poussée, des espèces primitives aux espèces évoluées, et des espèces qui vivent dans le sol aux espèces épigées ; ce phénomène est phylétique. Un très petit nombre d'espèces cavernicoles présentent un réel allongement des appendices par rapport aux espèces voisines non cavernicoles.

Tous les Opilions étudiés, Palpatores, Laniatores, et Cyphophthalmes, épigés, endogés, muscicoles, cavernicoles, ont un système neurosécréteur bien développé et du même type. Le produit de neurosécrétion des cellules de la masse nerveuse sous-œsophagienne, dont la destinée était inconnue, se rend aux plaques paraganglionnaires comme celui des cellules cérébrales ; ceci, est pour l'instant propre aux Opilions. Il existe deux plaques paraganglionnaires, chez les Palpatores et les Laniatores et une chez *Siro rubens* ; ce sont des différenciations du neurilemme, situées au contact du sinus sanguin qui continue l'aorte vers l'avant.

Des formations, peut-être glandulaires, ont été mises en évidence dans le système nerveux central, en particulier dans les *globuli* des *corpora pedunculata*. Elles sont homologues des formations des Solifuges, et ne sont pas sans rappeler les organes ventraux de certains Myriapodes, des Péripates et des Pycnogonides.

Les résultats exposés montrent l'intérêt que présentera l'étude d'un certain nombre de problèmes ; parmi les principaux citons : les modalités externes de la reproduction chez les Cyphophthalmes, le mode de formation de monstruosités par l'action locale d'agents tératogènes (rayons ultra-violets, rayons X), le rôle des différentes parties du système neurosécréteur dans le développement et la reproduction et les relations qui sont susceptibles d'exister entre son activité et les conditions écologiques auxquelles sont soumis les animaux.

(*Laboratoire souterrain du Centre National de la Recherche Scientifique, Moulis, Ariège*).

BIBLIOGRAPHIE.

Abeloos (M.) — 1933 — Anomalies des pattes de *Timarcha violaceonigra* De Geer. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 8e sér., 6, 4, p. 33-44.

Alexander (A.J.) et Ewer (D. W.) — 1957 — On the origin of mating behavior in spiders. *Amer. Natur.*, 91, 860, p. 311-317.

Allegranzi (A.), Bartolomei (G.), Broglio (A.), Pasa (A.), Rigobello (A.) et Ruffo (S.) — 1960 — Il buso della Rana : *Rassegna Speleo. Ital.*, 12, 3, p. 99-164.

Appelt (V.) — 1900 — Studie o nervové soustave Phalangiinu. *Sitab. Kgl. böhmisch. Ges. d. Wiss. Math. natur. Cl. Prag.*, p. 1-38, pl. 1 et 2.

Arendsen Hein (S. A.) — 1920 — Studies on Variation in the Meal-Worm *Tenebrio molitor* L. I. Biological and genetical notes on *Tenebrio molitor*. *Journ. Gen.*, 10, 3, p. 227-264.

Aros (B.) et Vigh (B.) — 1961 — Neurosecretory changes in the nervous system of *Lumbricus rubellus* Hoffm, provoked by various experimental influences. *Acta biol. Hung.*, 12, p. 87-98.

Auzou (M. L.) — 1953 — Recherches biologiques et physiologiques sur deux Isopodes onisciens : *Porcellio scaber* Lat. et *Oniscus asellus* L. *Ann. Sci. nat. Zool.*, 11e sér., 15, p. 71-98.

Balazuc (J.) — 1948 — La tératologie des Coléoptères et expériences de transplantation sur *Tenebrio molitor* L. *Mem. Mus. Nat. Hist. nat.*, n. s., 25, p. 1-293.

Balazuc (J.) — 1951 — La tératologie des Hémiptères et groupes voisins. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 120, p. 17-66.

Balazuc (J.) — 1955 — La tératologie des Orthoptéroïdes. A propos de quelques nouveaux faits observationnels et expérimentaux. *Boll. Lab. Ent. agr. F. Silvestri, Portici*, 14, p. 48-64, 1 pl.

Balazuc (J.) — 1958 — La tératologie des Hyménoptéroïdes. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 127, p. 167-203.

Balazuc (J.) et Tempère (G.) — 1958 — Note de Tératologie (III). Symélie labiale chez un Carabique : *Stomis pumicatus* L. *Rev. Fr. Ent.*, 20, p. 54-57.

Balazuc (J.) et Schubart (O.) — 1962 — La tératologie des Myriapodes. *Année biol.*, 1, 3, 4, p. 145-174.

Balfour (F. M.) — 1883 — The anatomy and development of *Peripatus capensis*. *Quart. J. Micr. Sc.*, 23, p. 213-259.

Banks (N.) — 1900 — New Genera and Species of American Phalangida. *J. New York ent. Soc.*, 8, p. 200-203.

Bateson (W.) — 1894 — Materials for the study of Variation. Londres.

Baylac (P.) — 1949 — Cavités souterraines de rive droite du Salat, près de Saint-Girons (Ariège). *Bull. Hist. Nat. Toulouse*, 84, p. 161-174.

Beament (J. W.) — 1954 — Water transport in Insects. *Symp. Soc. exp. Biol.*, 8, p. 94-117.

Beetschen (J. C.) — 1957 — Anomalies morphogénétiques et caryologiques consécutives à l'hypermaturité des œufs chez le Triton, *Pleurodeles waltii* Michal. *C. R. Acad. Sci.*, 245, 26, p. 2541-3.

Berland (L.) — 1949 — Ordre des Opilions. *In* : Traité de Zoologie, P. P. Grassé, VI, p. 761-793. Masson.

Bernard (F.) — 1937 — Recherches sur la morphogenèse des yeux composés d'Arthropodes. Développement, croissance, réduction. *Bull. biol. Fr. Belg.*, suppl. 23, p. 1-162, pl. 1-6.

Bishop (S. C.) — 1949 — The function of the spur on the femur of the palpus of the male *Leiobunum calcar* (Wood) (Arachnida, Phalangida). *Ent. News Philad.*, 60, p. 10-11.

Blanc (H.) — 1880 — Anatomie et physiologie de l'appareil sexuel mâle des Phalangides. *Bull. Soc. Vaudoise Sc. nat.* (sér. II), 17, p. 49-78, pl. 1-6.

Blest (A. D.) — 1961 — Some modifications of Holmes's silver method for insect central nervous systems. *Quart. journ. micr. Sci.*, 102, 3, p. 413-417.

Bourdon (J.) — 1948 — Larves anormales de *Timarcha goettingensis* L. (2e note). Un cas d'hétérophorie. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 53, p. 42-48.

Brachet (J.) — 1949 — Les effets morphogénétiques, cytochimiques et biochimiques d'un choc thermique au stade gastrula chez les Amphibiens. 3e *Jour. cyto-embry. belgo-néer. Gand*, p. 50-55.

Brauer (A.) — 1894 — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. *Z. wiss. Zool.*, 57, 3, p. 402-432, 2 pl.

Brauer (A.) — 1895 — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. *Z. Wiss. Zool.*, 59, 3, p. 351-435, 5 pl.

Bristowe (W. S.) — 1949 — The distribution of harvestmen (Phalangida) in Great Britain and Ireland, with notes on their names, enemies and food. *J. anim. Ecol.*, 18, p. 100-114.

Butenandt (A.) — 1957 — Uber Ommochrome, eine Klasse natürlicher Phenoxazon-Farbstoffe. *Angew. chem. Dtsch.*, 69, 1-2, p. 16-23.

Buxton (P. A.) — 1932 — Terrestrial insects and the humidity of the environment. *Biol. rev.*, 7, p. 275-320.

Cambar (R.) et Gipouloux (J. D.) — 1956 — Table chronologique du développement embryonnaire et larvaire du Crapaud commun *Bufo bufo* L. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 90, p. 198-217.

Cambar (R.) et Marrot (Br.) — 1954 — Table chronologique du développement de la Grenouille agile (*Rana dalmatina* Bon.). *Bull. biol. Fr. Belg.*, 88, 1, p. 168-177, pl. 11-16.

Campana-Rouget (Y.) — 1959*a* — La tératologie des Tiques. *Ann. Paras. hum. et comp.*, 34, 1-2, p. 209-260.

Campana-Rouget (Y.) — 1959*b* — La tératologie des Tiques (fin). *Ann. Paras. hum. et comp.*, 34, 3, p. 354-431.

Cappe de Baillon (P.) — 1927 — Recherches sur la tératologie des Insectes. *Ency. ent.*, 8, p. 1-291, pl. I-IX. Le Chevalier.

Cazal (P.) — 1948 — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des Insectes. (Etude morphologique). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, suppl. 32, p. 1-227.

Cerruti (M.) — 1961 — *IIIe Congrès inter. Spéléo.*, Vienne, 1961 (à l'impression).

Chopard (L.) — 1929 — Notes sur les Orthoptères cavernicoles du Tonkin. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 54, p. 424-438.

Cirdei (F.) — 1955 — Un caz de anomalie la Opilionide. *Acad. R. R. R. Iasi, stud. cerc. stiint.*, 6, 3-4, p. 1-4.

Cloudsley-Thompson (J. L.) — 1948 — Notes on Arachnida, 4. Courtship behaviour of the harvester *Mitopus morio*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 11, 14, p. 809-810.

Cloudsley-Thompson (J. L.) — 1958 — Spiders, Scorpions, Centipedes and Mites. Pergamon.

Coiffait (H.) — 1958 — Note sur les *Trechitae* cavernicoles et endogés de la région pyrénéenne. *Notes biospéo.*, 13, 1, p. 7-23.

Condé (B.) — 1955 — Matériaux pour une monographie des Diploures Campodéidés. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, sér. A., 12, p. 1-202.

Crosby (C. R.) et Bishop (S. C.) — 1924 — Notes on the Opiliones of the South-eastern United States with descriptions of new species. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, 40, p. 8-26.

Cuénot (L.) — 1949 — Les Onychophores. *In* : Traité de Zoologie, P. P. Grassé, VI, p. 3-37. Masson.

Dakin (W. J.) — 1920 — Fauna Western Australia. 3. Further contribution to the study of the Onychophora. *Proc. zool. Soc. London*, p. 367-389.

Dawydoff (C.) — 1928 — Traité d'embryologie comparée des Invertébrés. Masson.
Dawydoff (C.) — 1949 — Développement embryonnaire des Arachnides. *In* : Traité de Zoologie, P. P. Grassé, VI, p. 320-385. Masson.
De Graaf (H. W.) — 1882 — Sur la construction des organes génitaux des Phalangiens. Leiden.
Denis (J. R.) — 1949 — Ordre des Diploures. *In* : Traité de Zoologie, P. P. Grassé, IX, p. 160-185. Masson.
Drach (P.) — 1939 — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. océan.*, 19, 3, p. 103-392.
Dresco (E.) — 1952*a* — Répartition de *Querilhacia querilhaci* (Lucas) (Opiliones *Phalangodidae*). *Notes biospéo.*, 7, p. 81-82.
Dresco (E.) — 1952*b* — Répartition d'*Ischyropsalis luteipes* Simon (Opiliones *Ischyropsalidae*). *Notes biospéo.*, 7, p. 101-104.
Dresco (E.) — 1959 — Catalogue raisonné des Araignées et des Opilions des grottes du Tessin (Suisse). *Ann. Spéléo.*, 14, 3-4, p. 359-390.
Dresco-Derouet (L.) — 1959 — Etude biologique comparée de quelques espèces d'Araignées lucicoles et troglophiles. *Arch. Zool. exp. gen.*, 98, 4, p. 271-354.
Dresco (E.), Halbronn (G.), Henry la Blanchetais (Ch.), Nègre (J.) et Trombe (F.) — 1947 — Recherches souterraines dans les Pyrénées centrales, années 1945-1947. *Ann. Spéléo.*, 2, 2-3, p. 67-164.
Duboscq (O.) — 1920 — Notes sur *Opisthopatus cinctipes* Purc. II. Les organes ventraux du cerveau. *Arch. Zool. exp. gen.*, 59, 2, p. 24-27.
Dupont-Raabe (M.) — 1956 — Mise en évidence, chez les Phasmides, d'une troisième paire de *nervi corporis cardiaci*, voie possible de cheminement de la substance chromactive tritocérébrale vers les *corpora cardiaca*. *C. R. Acad. Sci.*, 243, p. 1240-1243.
Fage (L.) — 1931 — *Araneae*. Cinquième série, précédée d'un essai sur l'évolution souterraine et son déterminisme. *Arch. zool. exp. gen.*, 71, 2, p. 99-291.
Fage (L.) — 1946 — Description d'un Opilion aveugle des grottes de la Province de Bergame (*Nemastoma anophthalmum* n. sp.). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 2e ser., 18, 4, p. 328-330.
Faussek (V.) — 1891 — Ueber die embryonale Entwicklung der Geschlechtsorgane bei der Afterspinne (*Phalangium*). *Zool. Anz.*, 14, p. 359-363.
Fonbrune (P. de) — 1949 — Technique de micromanipulation. Masson.
Forster (R. R.) — 1954 — The New Zealand Harvestmen (sub-order Laniatores). *Canterbury Mus. Bull.*, 2, p. 4-329.
Frank (H.) — 1937 — Histologische Untersuchungen über die Verdauung bei Weberknechten. *Zeitsch. Morph. Ökol. Tiere*, 33, p. 151-164.
Fuzeau-Breasch (S.) — 1960 — Etude biologique et biochimique de la pigmentation d'un Insecte *Gryllus bimaculatus* de Geer (Gryllide, Orthoptère). *Bull. biol. Fr. Belg.*, 94, 4, p. 525-627.
Gabe (M.) — 1952 — Sur l'emplacement et les connexions des cellules neurosécrétrices dans les ganglions cérébroïdes de quelques Chilopodes. *C. R. Acad. Sci.*, 235, p. 1430-1432.
Gabe (M.) — 1953*a* — Particularités histologiques de la glande cérébrale de *Scutigera coleoptrata* L. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 78, p. 338.
Gabe (M.) — 1953*b* — Quelques applications de la coloration par la fuchsine-paraldéhyde. *Bull. Micro. appl. Paris*, 3, p. 153-162.
Gabe (M.) — 1954*d* — Emplacement et connexion des cellules neurosécrétrices chez quelques Aranéides. *C. R. Acad. Sci.*, 238, p. 1265-1267.
Gabe (M.) — 1954*b* — Situation et connexion des cellules neurosécrétrices chez *Phalangium opilio* L. *C. R. Acad. Sci.*, 238, p. 2450-2452.
Gabe (M.) — 1954*c* — La neuro-sécrétion chez les Invertébrés. *Année Biol.*, 30, p. 5-62.
Gabe (M.) — 1954*d* — Sur l'existence de cellules neurosécrétrices chez quelques Onychophores. *C. R. Acad. Sci.*, 238, p. 272-274.
Gabe (M.) — 1955 — Données histologiques sur la neurosécrétion chez les Arachnides. *Arch. Anat. micr., Morph. exp.*, 44, 4, p. 351-383.

GALLIEN (L.) et HOUILLON (Ch.) — 1951 — Table chronologique du développement chez *Discoglossus pictus*. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 85, 4, p. 373-375, pl. 7-9.

GEIGY (R.) — 1931 — Erzeugung rein imaginaler Defekte durch ultraviolette Eibestrahlung bei *Drosophila melanogaster*. *Arch. Entw. Mech. d. Org.*, 125, 2-3, p. 406-447.

GELDIAY (S.) — 1959 — Neurosecretory cells in ganglia of the roach *Blaberus craniifer*. *Biol. Bull.*, 117, p. 267-274.

GERSCH (M.) — 1960 — Neurosekretion und Neurohormone bei wirbellosen Tieren. *Symp. Biol. Hung.*, 1, p. 153-180.

GHILAROV (M. S.) — 1958 — Evolution of insemination character in terrestrial Arthropods. *Zool. journ. U.R.S.S.*, 37, 5, p. 707-735.

GHILAROV (M. S.) — 1961 — Evolution des modes d'insémination chez les Insectes au cours de leur phylogenèse. *Scientia*, 6° ser., 55, p. 1-6.

GILMOUR (D.) — 1961 — The biochemistry of Insects. Academic Press.

GOLDSCHMIDT (R. B.), HANNAH (A.) et PITERNICK (L. K.) — 1951 — The *Podoptera* effect in *Drosophila melanogaster*. *Univ. Californ. publ. Zool.*, 55, 3, p. 67-294.

GOMORI (G.) — 1941 — Observations with differential stains on human islets of Langerhans. *Amer. J. Path.*, 17, p. 395-406.

GOODNIGHT (C. J.) et GOODNIGHT (M. L.) — 1942 — New *Phalangodidae* (Phalangida) from the United States. *Amer. Mus. Novitates*, n° 1188, p. 1-18.

GOODNIGHT (C. J.) et GOODNIGHT (M. L.) — 1945 — Phalangida from United States. *J. New York ent. Soc.*, 53, p. 239-245.

GOODNIGHT (C. J.) et GOODNIGHT (M. L.) — 1951 — The genus *Stygnomma* (Phalangida). *Amer. Mus. Novitates*, n° 1491, p. 1-20.

GOODNIGHT (C. J.) et GOODNIGHT (M. L.) — 1960 — Speciation among Cave Opilionids of the United states. *Amer Mid. Natur.*, 66, 1, p. 34-38.

GREB (R. J.) — 1934 — Quantitative analysis of the modification of some genetic characters in *Habrobracon*. *J. Genet.*, 29, 1, p. 135-146.

GRESE (N.) — 1911 — Uber eine blinde *Nemastoma*. Art. aus einer Höhle in der Krim (*Nemastoma caecum*) nov. sp. *Zool. Anz.*, 37, p. 108.

GUEUTAL (J.) — 1943 — Du développement post-embryonnaire de *Phalangium opilio* L. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 68, p. 98-100.

GUEUTAL (J.) — 1944*a* — La ponte chez un Opilion : *Phalangium opilio* Linné. *Rev. Fr. Ent.*, 11, 1, p. 6-9.

GUEUTAL (J.) — 1944*b* — De l'éclosion chez un Opilion : *Phalangium opilio* L. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 49, p. 24-26.

HADŽI (J.) — 1933 — Une nouvelle Araignée cavernicole de la Serbie du Sud (*Siro gjorgjevici* n. sp.). *Rec. Trav. offert J. Georgevitch, Beograd*, p. 41-50.

HADŽI (J.) — 1940 — Zwei interessante neu Opilionenarten der Gattung *Nemastoma*. *Glas. Skopskog nauč. društ*, 22, p. 1-17.

HADŽI (J.) — 1942 — Raziskovanja o ishiropsalih (Opil.). *Razprave mat. prir, razr. Akad. zn. umet. Ljubljana*, 2, p. 5-114.

HADŽI (J.) — 1954 — Weitere untersuchungen über die Ischyropsaliden (Opiliones). *Razprave. Acad. Scient. art. slovenica*, class. IV, p. 141-196.

HAGET (A.) — 1950 — Quelques remarques au sujet de larves symèles obtenues par section transversale du germe de *Leptinotarsa*. *C. R. Soc. Biol.*, 144, p. 413-414.

HAGET (A.) — 1953 — Analyse expérimentale des facteurs de la morphogenèse embryonnaire chez le Coléoptère *Leptinotarsa*. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 87, 2, p. 123-217, pl. 8-11.

HANSEN (H.) et SOERENSEN (W.) — 1904 — On two orders of Arachnida. Cambridge Univ. Press.

HANSTRÖM (B.) — 1919 — Zur Kenntnis des Centralen' Nervensystems der Arachnoiden und Pantopoden. *Thèse Doct. Sci. Stockolm*, p. 1-191.

Hanström (B.) — 1923 — Further notes on the central nervous system of Arachnids : Scorpions, Phalangids and Trapdoors spiders. *J. comp. Neur. Philadelphia,* 35, p. 249-274.
Hanström (B.) — 1928 — Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin, p. 1-628.
Hanström (B.) — 1938 — Zwei Problem betreffs der hormonalen Lokalisation im Insektenkopf. *Kungl. Fysiogr. Sällsk. Hdl. Lund., N. F.,* 49, 17 p.
Hanström (B.) — 1940 — Inkretorische Organe, Sinnsorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. *Kungl. Svenska Vetenskapsakad, Hdl.,* 3, 18, p. 1-265.
Harms (W. R.) — 1948 — Uber ein inkretorisches Cerebralorgan bei Lumbriciden sowie Beschreibung eines verwandten Organs bei drei neue *Lycastis* Arten. *Arch. Entw. Mech.,* 143, p. 332-346.
Heller (J.) et Szarkowska (L.) — 1956 — Investigastions on quinone respiration of Insectes. *Bull. Acad. Pol. Sci.,* 4, p. 331.
Hencking (H.) — 1888 — Biologische Beobachtungen an Phalangiden. *Zool. Jahrb., Abt. Syst.,* 3, p. 318-335.
Herlant (M.) — 1958 — L'hypophyse et le système hypophysaire du Pangolin (*Manis tricuspis* Ral. et *Manis tetradactyla* L.). *Arch. Anat. micr. Morph. exp.,* 47, 1, p. 1-23.
Herlant-Meewis (H.) — 1955 — Neurosécrétion chez les Oligochètes. *Bull. Acad. R. Belg.,* ser. 5, 41, p. 500-508.
Herlant-Meewis (H.) et Naisse (J.) — 1957 — Phénomènes neurosécrétoires et glandes endocrines chez les Opilions. *C. R. Acad. Sci.,* 245, p. 858-860.
Hertwig (O.) — 1898 — Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von *Rana fusca* und *Rana esculenta. Archiv. f. Mikr. Anat.,* 51, p. 319-381.
Heymons (B.) — 1901 — Biologische Beobachtungen an asiatischen Solifugen nebst Beiträgen zur Systematik derselben. *Abhand. K. Preus. Ak. Wiss. Berlin,* p. 1-65.
Hickman (V. V.) — 1958 — Some tasmanian harvestmen of the family *Triaenonychidae* (sub-order Laniatores). *Pap. Proc. roy. Soc. Tasmania.,* 92, p. 1-116.
Hoadley (L.) — 1938 — The effect of supramaximum temperatures on the development of *Rana pipiens. Growth,* 2, p. 25-48.
Hoffmann (E.) — 1952 — Über die Verwandharkeit der Penes für die Taxonomie der *Phalangiidae,* insbesondere des genus *Opilio* Herbst. *Mit. Zool. Mus. Berlin,* 28, p. 55-74.
Hoge (M. A.) — 1915 — The influence of temperature on the development of a mendelian character. *Journ. Exp. Zool.,* 18, 2, p. 241-298.
Holm (A.) — 1940 — Studien über die Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinnen. *Zool. Bid. Uppsala,* 19, p. 1-214, pl. 1-11.
Holm (A.) — 1947 — On the development of *Opilio parietinus* Deg. *Zool. Bid. Uppsala,* 25, p. 409-422, pl. 1-2.
Holm (A.) — 1952 — Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung und Entwicklungsphysiologie des Spinnenembryos. *Zool. Bid. Uppsala,* 29, p. 293-424, pl. 1-6.
Holm (A.) — 1954 — Notes on the development of an orthognath Spider, *Ischnothele karschi* Bös et Lenz. *Zool. Bid. Uppsala,* 30, p. 199-222, pl. 1.
Holmes (W.) — 1947 — *In* : Recent advances in clinical pathology, S. C. Dyke., p. 402-417. Churchill, London.
Holmgren (N.) — 1916 — Zur Vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriopoden und Insecten. *Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl.,* 56, p. 1-303.
House (H. L.) — 1961 — Insect nutrition. *Amer. Rev. Bioch. U.S.A.,* 31, p. 653-672.

HUBL (H.) — 1953 — Die inkretorischen Zellelemente im Gehirn der Lumbriciden. *Arch. Entwickl. Mech.*, 146, p. 421-432.

HURPIN (B.) — 1962 — Alimentation, Développement et Fécondité chez les Insectes. *Ann. Nutr. Alim.*, 16, 6, p. 153-200.

IMMEL (V.) — 1954 — Zur Biologie und Physiologie von *Nemastoma quadripunctatum* (*Opiliones, Dyspnoi*). *Zool. Jahrb. Abt. Syst.*, 83, 1-2, p. 129-184.

IMMEL (V.) — 1955 — Einige Bemerkung zur Biologie von *Platybunus bucephalus* (*Opiliones, Eupnoi*). *Zool. Jahrb., Abt. Syst.*, 83, 6, p. 475-484.

JANCZYCK (F.). — 1956 — Anatomie von *Siro duricorius* Joseph im Vergleich mit anderen Opilioniden. *Sitz. Osterr. Akad. Wissensch Mathem-naturw.*, I, 165, p. 475-522.

JEANNEL (R.) — 1926 — Faune cavernicole de France. Lechevalier.

JEANNEL (R.) — 1943 — Les Fossiles vivants des cavernes. Gallimard.

JOHANSSON (A. S.) — 1958 — Relation of Nutrition to Endocrine — Reproductive Functions in the Milkweed Bug *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Heteroptera : *Lygaeidæ*). *N. Mag. Zool.*, 7, p. 1-132, pl. I-VI.

JUBERTHIE (C.) — 1955 — Sur la croissance post-embryonnaire des Aranéides : Croissance linéaire du corps et dysharmonies de croissance des appendices. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 90, p. 83-102.

JUBERTHIE (C.) — 1956*a* — Nombres chromosomiques chez les *Sironidae, Trogulidae, Ischyropsalidae, Phalangiidae* (Opilions). *C. R. Acad. Sci.*, 242, p. 2860-2862.

JUBERTHIE (C.) — 1956*b* — Une nouvelle espèce d'Opilions *Sironidae* de France et d'Espagne : *Parasiro coiffaiti* n. sp. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 2e sér., 28, 4, p. 394-400.

JUBERTHIE (C.) — 1957*a* — Développement de deux Opilions *Phalangiidae, Odiellus gallicus* (E. Simon), et *Homalenotus quadridentatus* (Cuvier). *C. R. Acad. Sci.*, 244, p. 2747-2750.

JUBERTHIE (C.) — 1957*b* — Notes sur le biotope et la répartition géographique de quelques Opilions français. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 82, 5-6, p. 331-336.

JUBERTHIE (C.) — 1958 — Révision du genre *Parasiro* (Opilions, *Sironidae*) et description de *Parasiro minor* n. sp. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 2e sér., 30, 2, p. 159-166.

JUBERTHIE (C.) — 1960*a* — Action de différentes températures constantes sur le développement des œufs de l'Opilion *Odiellus gallicus* (E.S.). *C. R. Acad. Sci.*, 250, p. 2079-2081.

JUBERTHIE (C.) — 1960*b* — Sur la biologie d'un Opilion endogé, *Siro rubens* Latr. (Cyphophthalmes). *C. R. Acad. Sci.*, 251, p. 1674-1676.

JUBERTHIE (C.) — 1960*c* — Contribution à l'étude des Opilions Cyphophthalmes ; description de *Metasiro*. gen. nov. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 2e sér., 32, 3, p. 235-241.

JUBERTHIE (C.) — 1961*a* — Données sur la biologie des *Ischyropsalis* C.L.K. (Opilions, Palpatores, *Ischyropsalidae*). *Ann. Spéléo.*, 16, 4, p. 381-395.

JUBERTHIE (C.) — 1961*b* — Etude des Opilions Cyphophthalmes (Arachnides) du Portugal : description d'*Odontosiro lusitanicus* g. n., sp. n. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 2e *sér.*, 33, 5, p. 512-519.

JUBERTHIE (C.) — 1961*c* — Structure des glandes odorantes et modalités d'utilisation de leur sécrétion chez deux Opilions cyphophthalmes. *Bull. Soc. Zool.*, 86, 1, p. 106-116.

JUBERTHIE (C.) — 1961*d* — Structure et fonction des glandes odorantes chez quelques Opilions (Arachnida). *Verh. Deutsch. Zool. Gesell. in Saarbrücken*, p. 533-537.

JUBERTHIE (C.) — 1962*a* — Etude des symélies provoquées par la température chez un Opilion (Arachnides). *C. R. Acad. Sci.*, 254, p. 2674-2676.

JUBERTHIE (C.) — 1962*b* — Etude des Opilions Cyphophthalmes *Stylocellinae* du Portugal. Description de *Paramiopsalis ramulosus* gen. n., sp. n. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 2e ser., 34, 4, p. 267-275.

JUBERTHIE (C.) — 1963*a* — Production expérimentale de l'hétérosymélie chez un Opilion. *C. R. Acad. Sci.*, 256, p. 3363-3365.

JUBERTHIE (C.) — 1963*b* — Monstruosités observées chez les Opilions. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 2e ser., 35, 2, p. 167-171.

JUBERTHIE (C.) — 1963*c* — Sur *Ischyropsalis strandi* Kratochvil (Opilions) des grottes du Monte Baldo et des Monti Lessini (Province de Vérone, Italie). *Ann. Spéléo.*, 18, 3, p. 325-331.

JUBERTHIE (C.) et JUBERTHIE (L.) — 1963 — Sur la neurosécrétion et la reproduction d'un Palpigrade souterrain. *Congrès Spéléo. Millau* 1963. *Spelunca*, Mem. 3, p. 185-189.

JUBERTHIE (C.) et MEŠTROV (M.) — 1962 — Etude de la neurosécrétion chez *Pelodrilus leruthi* Hrabé (Oligochète, *Haplotaxidae*). *Ann. spéléo.*, 17, 4, p. 551-566.

JUBERTHIE-JUPEAU (L.) — 1961*a* — Dédoublement de la région postérieure du corps chez une larve de *Scutigerella pagesi* Jupeau (Myriapodes, Symphyles). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 86, 6, p. 732-736.

JUBERTHIE-JUPEAU (L.) — 1961*b* — Données sur la neurosécrétion protocérébrale et mise en évidence de glandes céphaliques chez *Scutigerella pagesi* Jupeau (Myriapodes, Symphyles). *C. R. Acad. Sci.*, 253, p. 3081-3083.

JUBERTHIE-JUPEAU (L.) — 1963 — Recherches sur la reproduction et la mue chez les Symphyles. *Arch. Zool. exp. gen.*, 102, 1, p. 1-172, pl. 1 à 5.

JUNQUA (C.) — 1957 — Aspects histologiques du système nerveux d'un Solifuge. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 82, p. 136-138, 1 pl.

JUNQUA (C.) — 1963 — Sur l'existence de glandes endocrines protocérébrales chez *Othoes saharae* Panouse (Arachnides, Solifuges). *C. R. Acad. Sci.*, 256, 17, p. 3762-3765.

KAESTNER (A.) — 1926 — Arachnoïdea, Opiliones. *Biologie d. Tiere Deutschlands*, 19, Berlin.

KAESTNER (A.) — 1931 — Biologische Beobachtungen an Phalangiden. *Zool. Anz.*, 95, p. 293-302.

KAESTNER (A.) — 1935*a* — Die Function der sogennanten sympathischen Ganglien und die Exkretion bei den Phalangiiden. *Zool. Anz.*, 109, p. 273-287.

KAESTNER (A.) — 1935*b* — Opiliones. *In* Handbuch der Zoologie, III, 2, p. 300-393.

KAESTNER (A.) — 1948 — Zur Entwicklungsgeschichte von *Thelyphonus caudatus* L. (Pedipalpi). 1 Teil. Die Ausbildung der Körperform. *Zool. Jahrb., Anat. Ont.*, 69, 4, p. 493-506.

KARLSON (P.) et WECKER (E.) — 1955 — Die Tyrosinaseaktivität während der Puparíumbildung von *Calliphora erythrocephala*. *Hoppe-Seylers Z.*, 300, p. 42.

KAURI (H.) — 1961 — Opiliones. *South. Afr. Ani. Life.*, 8, p. 9-197.

KEILIN (D.) et NUTTALL (G. H.). — 1919 — Hermaphroditism and other abnormalities in *Pediculus humanus*. *Parasitology*, 11, 3-4, p. 279-328, pl. 12-17.

KENNEL (J. VON) — 1885-1888 — Entwicklungsgeschichte von *Peripatus Ewardsii* Blanch. und *Peripatus torquatus* n. sp. *Arb. Zool. Inst. Würzburg*, 7 et 8, p. 95-229 et 1-93.

KHÜNE (H.) — 1959 — Die neurosekretorischen Zellen und der retrocerebrale neuro-endokrine Komplex von Spinnen (*Araneae, Labidognatha*) unter Berücksichtigung einiger histologisch erkennbarer Veränderungen während des postembryonalen lebensablaufes. *Zool. Jahrb., Abt. Anat.*, 77, p. 527-600.

KOLOSVARY (G.) — 1929 — Die Weberknechte Ungarns. Studium Verlag, Budapest.

KOLOSVARY (G.) — 1931 — Uber die Paarung des *Zacheus variegatus* Lendl. *Acta biol. Szeged.*, 2, 2, p. 106-128.

KRATOCHVIL (J.) — 1936*a* — Un Opilion cavernicole nouveau de Yougoslavie, *Abasola hofferi* n. sp. *Sbornik entom. odd. Nar. Mus. Prage*, 14, p. 208-212, pl. 6.

KRATOCHVIL (J.) — 1936*b* — *Ischyropsalis strandi* nov. sp., un Opilion cavernicole nouveau d'Italie. *Festchr. E. Strand.*, Riga, 1, p. 248-251.

KRATOCHVIL (J.) — 1937*a* — *Lola insularis* nov. gen. nov. spec. (fam. *Phalangodidae*) et *Travunia* (?) *jandai* nov. spec. (fam. *Travuniidae*), deux Opilions cavernicoles nouveaux des Iles de Dalmatie méridionale. *Folia entomologica*, 1, p. 44-54.

KRATOCHVIL (J.) — 1937*b* — Essai d'une nouvelle classification du genre *Siro*. *Vestnik csl. spol. Praha*, 5, p. 59-76.

KRATOCHVIL (J.) — 1940 — *Siro noctiphilus* n. sp. *Prirod. Razprave, Ljubljana*, 4, p. 86-90.

KRATOCHVIL (J.) — 1958*a* — Die Höhlenweberknechte Bulgariens (*Cyphophthami* und Laniatores). *Prace*, 30, 9, p. 371-396.

KRATOCHVIL (J.) — 1958*b* — Hölhenweberknechte Bulgariens (Palpatores-*Nemastomatidae*). *Prace*, 30, 12, p. 523-576.

KRAUS (O.) — 1959 — Weberknechte aus Spanien (Arachn., Opiliones). *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 35, 2, p. 293-304.

KRAUS (O.) — 1961 — Die Weberknechte der Iberischen Halbinsel (Arach., Opiliones). *Senck. biol.*, 42, 4, p. 331-363.

KRISHNAKUMARAN (A.) — 1962 — A comparative study of the cuticle in Arachnida. 1. Structure and Staining Properties. *Zool. jahrb. Anat.*, 80, p. 49-64.

LAGARRIGUE (J.) — 1950 — La Faune cavernicole terrestre de la région des Causses. *Bull. Hist. nat. Toulouse*, 85, p. 129-150.

LARSEN (J. R.) — 1960 — The Use of Holmes' Silver stain on Insect nerve tissue. *Stain. Techn.*, 35, 4, p. 223-224.

LATINIK (I.) — 1929 — L'influence des agents thermiques, appliqués pendant des stades déterminés, sur le développement embryonnaire de la grenouille. *Bull. Acad. pol. Sci. Let.*, p. 623-677.

LATREILLE (P.) — 1802 — Histoire naturelle des Fourmis. Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Insectes connus sous le nom de Faucheurs. Paris.

LAWRENCE (R. F.) — 1931 — The Harvest-spiders (Opiliones) of South Africa. *Ann. South African Mus.*, 29, 2, p. 341-508.

LAWRENCE (R. F.) — 1937 — The External Sexual characters of South African Harvest-Spiders. *Trans. roy. soc. S. Africa*, 24, 4, p. 331-337, pl. 14-15.

LAWRENCE (R. F.) — 1947 — Opiliones from the Ivory Coast of West Africa collected by R. Paulian and C. Delamare-Deboutteville. *Rev. Fr. Entom.*, 14, 1, p. 34-46.

LAWRENCE (R. F.) — 1951 — A further collection of Opiliones from Angola made by Dr. A. de Barros Machado in 1948-1949. *Publ. cult. Comp. diamantes Angola*, p. 29-44.

LEBEDINSKY (J.) — 1914 — Zur höhlenfauna der Krim. *Mem. Soc. nat. Nouv. Russie, Odessa*, 11.

LEGENDRE (R.) — 1954 — Données anatomiques sur le complexe neuro-endocrine rétrocérébral des Aranéides. *Ann. Sci. nat. Zool.*, 16, p. 419-426.

LEGENDRE (R.) — 1956 — Distinction de plusieurs phases au cours du développement embryonnaire des Araignées. *Congrès de l'A.F.A.S.* Dijon.

LEGENDRE (R.) — 1958 — Contributions à l'étude du système nerveux des Aranéides. *Ann. Biol.*, 34, 5-6, p. 193-223.

LEGENDRE (R.) — 1959 — Contribution à l'étude du système nerveux des Aranéides. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 12e ser., 1, 28, p. 339-473, pl. 1-4.

LEGENDRE (R.) — 1961 — Sur deux particularités du système nerveux central de la Mygale *Scodra calceata* Fabr. *Ann. Sci. nat. Zool.* 12e ser., 3, p. 767-771.

LILLIE (F. R.) et KNOWLTON (P. F.). — 1897 — On the effect of temperature on the developmental animals. *Zool. Bull.*, 1, p. 279-291.

LJEVOUCHKINE (S. I.) et STAROBOGATOV (J. I.) — 1963 — Les Opilions cavernicoles de Crimée et du Caucase. *Bull. Soc. Nat. Moscou*, 68, 1, p. 41-50.

LOMAN (J. C. C.) — 1881 — Bijdrage tot de Anatomie des Phalangiden. Amsterdam.

LOMAN (J. C. C.) — 1903 — Vergleichend anatomische Untersuchungen an chilenischen und andern Opilioniden. *Zool. Jahrb., suppl.* 6, p. 117-200.

LUCAS (H.) — 1860*a* — Observations sur un genre nouveau d'Arachnide trachéenne (*Scotolemon lespesi*) qui habite les grottes de l'Ariège. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 8, p. 973-983.

LUCAS (H.) — 1860*b* — Note sur le *Scotolemon Leprieurii*, nouvelle espèce d'Arachnide trachéenne, qui habite la grotte de l'Ours (Buco del Orso) en Lombardie. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 8, p. 984-988.

LUCAS (H.) — 1866 — Note sur une nouvelle espèce d'Arachnide trachéenne (*Scotolemon querilhaci*) rencontrée dans une grotte du département du Tarn, *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 6, p. 213-218.

LUPO (V.) — 1947 — Curiosa anomalia nelle zampe anteriori di un' ape. *Boll. Zool.*, 14, 6, p. 61-64.

LÜSCHER (M.) — 1944 — Experimentelle Untersuchungen über die larvale und die imaginale Determination im Ei der Kleidermotte (*Tineola biselliella* Hum.). *Rev. Suisse. Zool.*, 51, 28, p. 531-627.

MCINDOO (N. E.) — 1911 — Notes on some Arachnids from Ohio Valley caves. *Biol. Bull. W. H.*, 3, p. 183-186.

MAGNÉ (J.) — 1962 — Contribution à l'inventaire de la faune cavernicole de l'Agenais. *Spelunca, mem.* 2, p. 110-118.

MANN (T.) — 1956 — Biochimie du sperme. *Presses Univ. Fr.*

MATTHÉE (J. J.). — 1951 — The structure and physiology of the egg of *Locusta pardalina* Walk. *Sci. Bull. Depart. Agric. S. Africa*, 316, p. 1-83.

MELLO-LEITAO (C. de) — 1944 — Comentarios a respeito da possivel filogenia dos Opiliões. *Ann. Acad. Brasil. Cienc.*, 16, 3, p. 197-209.

MENGE (A.) — 1850 — Ueber die Lebensweise der Afterspinnen, Phalangida. *Schriften Natur, Gesell. Danzig*, 4, 3.

MILLOT (J.) — 1926 — Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. *Supp. Bull. Biol. Fr. Belg.*, 8, in-8°, p. 1-238, 5 pl.

MILLOT (J.) — 1949 — Classe des Arachnides. I. — Morphologie générale et anatomie interne. *In* : Traité de zoologie, P. P. GRASSÉ, VI, p. 263-319. Masson.

MOORE (J. A.) — 1939 — Temperature tolerance and rates of development in the eggs of Amphibia. *Ecology*, 20, 4, p. 459-478.

MORGAN (T. H.), BRIDGES (C. B.) et STURTEVANT (A. H.) — 1925 — The Genetics of *Drosophila. Bibliogr. Genetica*, 2, p. 1-262.

MORITZ (M.) — 1957 — Zur Embryonalentwicklung der Phalangiiden (Palpatores) Opiliones, unter besonderer Berücksichtigung der aüsseren Morphologie, der Bildung des Mitteldarmes und der Genitalanlage. *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ont.*, 76, 3, p. 331-370.

MÜLLER (A.) — 1935 — Zur anatomie einiger Arten des Genus *Ischyropsalis* C. L. Koch nebst Vergleichend-anatomischen Betragungen. *Zool. Jahrb., Abt. Anat.*, 45, p. 405-518, pl. 19-23.

NAISSE (J.) — 1959 — Neurosécrétion et glandes endocrines chez les Opilions. *Arch. Biol.*, 70, 2, p. 217-264, pl. 10-11.

NAISSE (J.) — 1961 — Elaboration de la neurosécrétion au niveau des vésicules golgi-ergastoplasmiques chez l'Opilion. *C. R. Acad. Sci.*, 252, p. 185-186.

O'Brien (F. E. M.) — 1948 — The control of humidity by satured salt solutions. *J. Sci. Instrum.*, 25, p. 73-76.
O'Brien (M. V.) — 1947 — Observations upon the ecology of the Phalangida of the Chicago area. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 28, p. 61.
Pabst (W.) — 1953 — Zur biologie der mitteleuropäischen Troguliden. *Zool. Jahrb. Syst.*, 82, p. 1-46.
Packard (A. S.) — 1886 — The cave fauna of North America, with remarks of the anatomy of the brain and origin of the blind species. *Mem. Nat. Acad. Sc. Washington*, 4, 1, p. 1-156, pl. 1-24.
Palm (N. B.) — 1955 — Neurosecretory cells and associated structures in *Lithobius forficatus* L. *Ark. Zool.*, 9, 4, p. 115-129.
Parisot (Cl.) — 1962 — Etude de quelques Opilions de Lorraine. *Vie et Milieu*, 13, 1, p. 179-197.
Parthasarathy (M. D.) et Goodnight (C. J.) — 1958 — The chromosomal patterns of some Opiliones (Arachnida). *Trans. Amer. micros. Soc.*, 77, 4, p. 353-364.
Pavesi (P.) — 1878 — Brevi Notizie Intorno ad Aracnidi e Miriapodi dell' Agro Romano. *Ann. Mus. Civ. Genova*, 12, p. 550-569.
Petrunkevitch (A.) — 1953 — Paleozoïc and Mesozoïc Arachnida of Europe. *Mem. geol. Soc. Amer.*, 53, p. 1-128, pl. 1-58.
Pfeifer (H.) — 1956 — Zur ökologie und larvalsystematik der Weberknechte. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 32, 1, p. 59-104.
Phillipson (J.) — 1959 — The seasonal occurence, life histories and fecundity of Harvest-spiders (Phalangida, Arachnida) in the neighbourhood of Durham city. *Entom. Monthly Mag.*, 95, p. 134-138.
Piza (S. de Toledo, jr.) — 1938 — Aparelho reproductor de alguns Opiliões Gonyleptidas do Brasil. *J. Agron. S. Paulo*, 1, 5, p. 453-456, pl. 1-3.
Police (G.) — 1903 — Sul sistema nervoso stomatogastrico dello Scorpione. *Arch. Zool. Napoli*, 1, p. 179-200.
Police (G.) — 1930 — Il sistema nervoso sottointestinale e la segmentazione del corpo negli Aracnidi. *Boll. Soc. nat. Napoli*, 41, p. 185-244.
Prahbu (V. K. K.) — 1959 — Note on the cerebral glands and a hitherto unknown connective body in *Jonespeltis splendidus* Verhoeff (Myriapoda : Diplopoda). *Zeitsch. Zellforsch. mikr. Curr. Sci.*, 28, 8, p. 330-331.
Prahbu (V. K. K.) — 1961 — The structure of the cerebral glands and connective bodies of *Jonespeltis splendidus* Verhoeff (Myriapoda : Diplopoda). *Zeitsch. Zellforsch. mikr. Anat. Dtsch.*, 54, 6, p. 717-733.
Przibram (H.) — 1910 — Die Homoeosis bei Arthropoden. *Archiv. Entw. Mech. Org.*, 29, 3-4, p. 587-615, pl. 19-21.
Purcell (F.) — 1892 — Ueber den Bau und die Entwicklung der Phalangiden Augen. *Zool. Anz.*, 15, p. 461-465.
Purcell (F.) — 1894 — Ueber den Bau der Phalangidenaugen. *Zeitch. Zool.*, 58, p. 1-60, pl. 1-2.
Raabe (M.) — 1963 — Existence chez divers Insectes d'une innervation tritocérébrale des *corpora cardiaca*. *C. R. Acad. Sci.*, 257, p. 1552-1555.
Rafalski (J.) — 1958 — A description of *Siro carpaticus* sp. n. with remarks on the morphology and systematics of the *Cyphophthalmi* (Opiliones). *Act. Zool. Cracov.*, 2, 23, p. 521-556.
Rhüm (J.) — 1926 — Ueber die Nahrung von *Phalangium* L. *Zool. Anz.*, 68, p .154-158.
Richards (G.) — 1951 — The integument of Arthropods. *Univ. Minnesota Press*. Minneapolis.
Rimsky-Korsakoff (A. P.) — 1924 — Die Kugelhaare von *Nemastoma lugubre* Müll. *Zool. Anz.*, 60, p. 1-16.
Ringle (D. A.) — 1962 — Effects of temperature on the transparency of the yolk of *Rana pipiens*. *Amer. Mid. Natur.*, 67, 1, p. 117-124.

Robinson (L. E.) — 1920 — Malformations in ticks. *Parasitology*, 12, p. 175-179.
Roewer (C. Fr.) — 1914 — Die Familien der *Ischyropsalidae* und *Nemastomatidae* der Opiliones Palpatores. *Arch. f. Naturg. Berlin*, 80, p. 99-169.
Roewer (C. Fr.) — 1923 — Weberknechte der Erde. Jena.
Roewer (C. Fr.) — 1926 — Opilioniden aus Höhlen des Balkan-Gebirges (Arach.). *Ent. Mitteil.*, 15, 3-4, p. 299-302.
Roewer (C. Fr.) — 1927 — Brasilianische Opilioniden, gesammelt von Herrn Prof. Bresslau im jahre 1914. *Selbst. Sencken. natur.*, p. 333-352.
Roewer (C. Fr.) — 1935 — Opiliones. Fünfte Serie, zugleich eine Revision aller bisher bekannten europäischen Laniatores. *Arch. Zool. exp. gén.*, 78, 1, p. 1-96.
Roewer (C. Fr.) — 1949*a* — Uber Phalangodiden I. *Senckenbergiana*, 30 1-3, p. 11-61.
Roewer (C. Fr.) — 1949*b* — Einige neue Gattungen der *Phalangodidae* (Opiliones). *Veröff. Mus. Nat. Bremen*, 1 A, p. 143-144.
Roewer (C. Fr.) — 1950 — Uber *Ischyropsalididae* und *Trogulidae*. *Senckenbergiana*, 31, 1-2, p. 11-56.
Roewer (C. Fr.)— 1951*a* — Über Nemastomatiden. *Senckenbergiana*, 32, 1-4, p. 95-153.
Roewer (C. Fr.) — 1951*b* — Einige in Höhlen und Termitenbauten gefundene *Assamiidae* (Opiliones) aus den Belgischen Congo-Gebiet. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 44, 4, p. 321-327.
Roewer (C. Fr.) — 1953 — Mediterrane Opiliones Palpatores. *Abh. naturw. Ver. Bremen*, 33, 2, p. 201-210.
Roewer (C. Fr.) — 1961 — Opilioniden aus Ost-Congo und Ruanda Urundi. *Ann. Mus. roy. Afr. cent. Tervuren*, 95, p. 7-48.
Rohner (M. C.) — 1959 — The influence of depression of respiratory metabolism by carbon monoxide on the pigment development on the insect eye. *Z. Vererbgsl.*, 90, p. 257.
Rosas Costa (J. A.) — 1950 — Sinopsis de los generos de *Sironidae*, con la descripcion de dos generos y una especie nuevos. (Opiliones, Cyphophthalmi). *Arthropoda*, 1, 2-4, p. 127-151.
Roters (M.) — 1944 — Observations on British harvestmen. *J. quekett. micr. cl.*, 4, 2, p. 23-25.
Sahli (F.) — 1958 — Quelques données sur la neurosécrétion chez le Diplopode *Tachypodoiulus albipes* C. L. Koch. *C. R. Acad. Sci.*, 246, p. 470-472.
Sahli (F.) — 1962 — Sur le système neurosécréteur du Polydesmoïde *Orthomorpha gracilis* C. L. Koch. *C. R. Acad. Sci.*, 254, p. 1498-1500.
Saint-Remy (G.) — 1890 — Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. *Arch. Zool. exp. gen.*, 2e *sér.*, 5 bis, p. 1-276, pl. 1-14.
Sanchez (S.) — 1959 — Le développement des Pycnogonides et leurs affinités avec les Arachnides. *Arch. Zool. exp. gen.*, 98, p. 1-102.
Sankey (J. H. P.) — 1949*a* — British Harvest-spiders. *Essex. Natur.*, 28, p. 181-191, pl. 14.
Sankey (J. H. P.) — 1949*b* — Observations on food, enemies and parasites of british Harvest-spiders (Arachnida, Opiliones). *Ent. Monthly Mag.*, 85, p. 246-247.
Savory (M. A.) — 1938 — Notes on the Biology of Harvestmen. *J. quekett. Micr. Cl., ser. 4*, 1, 2, p. 89-94.
Scharrer (B.) — 1937 — Ueber neurosekretorisch tätige Zellen bei wirbellosen Tieren. *Naturwiss.*, 25, p. 131-138.
Scharrer (B.) — 1952 — Neurosecretion, XI. The effects of nerve section on the *intercerebralis-cardiacum-allatum* system of the Insect *Leucophaea maderae*. *Biol. Bull.*, 102, p. 261-272.

SCHARRER (B.) et SCHARRER (E.) — 1954 — Neurosecretion. *In* : Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Meschen (Möllendorf-Bargmann). VI, (5), p. 953-1066.

SCHARRER (E.) et SCHARRER (B.) — 1937 — Ueber Drüsennervenzellen und neurosekretorische Organen bei Wirbellosen-und Wirbeltieren. *Biol. Rev.*, 12, p. 185-216.

SCHEFFEL (H.) — 1961 — Untersuchungen zur Neurosekretion bei *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda). *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, 79, p. 529-556.

SCHIMKEWITSCH (W.) — 1906 — Uber die Entwicklung von *Telyphonus caudatus* L. *Z. wiss. Zool.*, 81, 1, p. 1-95.

SCHIMKEWITSCH (L.) et SCHIMKEWITSCH (W.) — 1911 — Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tetrapneumones. *Bull. Acad. Sci. St-Pétersbourg*, 5, 8-9-10.

ŠILHAVY (V.) — 1936 — Nový jeskynni sekač z jugoslavie, *Abasola hofferi* n. sp. *Sb. ent. odd. Nar. Mus. Praze*, 14, p.

ŠILHAVY (V.) — 1938 — Sur l'importance de la forme de l'appareil sexuel pour le système des Opilions et révision de quelques espèces européennes du genre *Opilio* Herbst. *Sbor. prirod. kl. Trebici*, 3, p. 7-19.

ŠILHAVY (V.) — 1944 — Sur l'évolution embryonnaire des griffes tarsales des Opilions. *Bull. inter. Acad. tch. Sci*, 54, 16, p. 1-8, pl. 1-4.

ŠILHAVY (V.) — 1948 — Les Opilions de la steppe de serpentine près de la ville de Mohelno. *Act. Soc. cogn. cons. nat. Mora. Sil.*, 8, p. 3-99, pl. 1-10.

ŠILHAVY (V.) — 1956 — Opiliones. Fauna C.S.R. Prague.

ŠILHAVY (V.) — 1957 — Nährung des *Trogulus nepaeformis* (Scop.). *Vlast. Sbor. Vyso.*, 1, p. 79-83.

ŠILHAVY (V.) — 1960 — Die Grundsätze der modernen Weberknechtaxonomie und revision des bisherigen systems der Opilioniden. *XI^e inter. Kongress. Entom., Wien.*, 1, p. 262-267.

SIMON (E.) — 1872 — Notice sur les Arachnides cavernicoles et hypogés. *Ann. Soc. ent. Fr.*, sér. 5, 2, p. 215-244.

SIMON (E.) — 1879 — Les Arachnides de France. VII. Paris.

SIMON (E.) — 1881 — Arachnides nouveaux ou peu connus des provinces basques. *Ann. Soc. esp. Hist. nat.*, 10, p. 127-132.

SIMON (E.) — 1910 — *Araneae* et Opiliones (2^e^ série). *Arch. Zool. Exper. gen.* (*Biospeologica*, II), 45, 2, p. 49-66.

SIMON (E.) — 1911 — *Araneae* et Opiliones (3^e^ série). *Arch. Zool. Exper. gen.* (*Biospeologica*, II), 49, 2, p. 177-206.

SIMON (E.) — 1913 — *Araneae* et Opiliones (4^e^ série). *Arch. Zool. Exper gen.* (*Biospeologica*, IV), 52, 5, p. 359-386.

SOERENSEN (W.) — 1879 — Om Bygningen af Gonyleptiderne, en Type af Arachnidernes Classe. *Naturh. Tidsskr.*, ser. 3, 12, p. 97-222.

SOKOLOW (I.) — 1929 — Untersuchungen über die Spermatogenese bei den Arachniden. III. Uber die Spermatogenese von *Nemastoma lugubre* (Opiliones). *Zeit. Zell. mikr. Anat.*, 8, p. 617-654.

SOKOLOW (I.). — 1930 — Untersuchungen über die Spermatogenese bei den Arachniden. IV. Uber die Spermatogenese der Phalangiiden (Opiliones) *Zeit. Zell. mikr. Anat.*, 10, p. 164-194, pl. 6-8.

SOLOMON (M. E.) — 1951 — Control of humidity with potassium hydroxide sulphuric acid., or other solutions. *Bull. Ent. Res.*, 42, 3, p. 543-554.

SPEDIZIONE NAZIONALE 1963 alla « Spluga della Preta ». *Sottoterra*, 2, n° 5, p. 9-41, 1 pl.

STIPPERGER (H.) — 1928 — Biologie und Verbreitung der Opilioniden Nordtirols. *Arb. Zool. Inst. Univ. Innsbruck*, 3, p. 12-79.

STROUHAL (H.) — 1926 — Missbildungen bei einer Coccinellidenlarve. *Zool. Anz.*, 65, 5-6, p. 113-116.

Suzuki (S.) — 1953 — Studies on the japanese Harvesters. VI. Some new and little known Species of the genus *Liobunum* C.L. Koch from japan, with special reference to the comparative study of Penis. *J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B,* 14, p. 173-200.
Suzuki (S.) — 1941 — Preliminary note on the chromosomes of Opiliones. *Zool. Mag. Tokyo,* 53, p. 101.
Teissier (G.) — 1948 — La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique. *Biometrics,* 4, p. 14-53.
Tellkampf (Th.) — 1844 — Beschreibung einiger neuer in der Mammouthhöhle in Kentucky aufgefundener Gattungen von Gliedertieren. *Arch. Naturgesch.,* 10, 3, p. 318-322.
Tiegs (O. W.) et Manton (S. M.) — 1958 — The evolution of the Arthropoda. *Biol. Rev.,* 33, p. 255-337.
Todd (V.) — 1949 — The habits and ecology of the british harvestmen (Arachnida, Opiliones) with special reference to those of the Oxford district. *J. Anim. Ecol.,* 18, p. 209-229.
Tomohiro (M.) — 1950 — On the chromosomes of the Harvester, *Gagrellopsis nodulifera. J. Sci. Hiroshima Univ.,* ser. B, 1, 7, p. 157-168, pl. 1.
Vachon (M.) — 1944 — L'appendice arachnidien et son évolution. Note préliminaire. *Bull. Soc. Zool. Fr.,* 69, p. 172-177.
Vachon (M.) — 1945 — Remarques sur les appendices du prosoma des Limules et leur arthrogénèse. *Arch. Zool. exp. et gen.,* 84, p. 271-300.
Vachon (M.) — 1947 — Remarques sur l'arthrogénèse des appendices à propos d'un cas de symélie partielle chez un Pseudoscorpion *Chelifer cancroides* L. (Arachnides). *Bull. biol. Fr. et Belg.,* t. 81, 1-2, p. 177-194.
Vachon (M.) — 1949 — Ordre des Pseudoscorpions. *In* : Traité de Zoologie, P. P. Grassé, T. VI, p. 437-481.
Vachon (M.) — 1953 — Commentaires à propos de la distinction des stades et des phases du développement post-embryonnaire chez les Araignées. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.,* 2e *sér.,* 25, 3, p. 294-297.
Vachon (M.) — 1957 — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Araignées. Première note. Généralités et nomenclature des stades. *Bull. Soc. Zool. Fr.,* 82, 5-6, p. 337-354.
Vachon (M.) — 1958 — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Araignées. Deuxième note. Orthognathes. *Bull. Soc. Zool. Fr.,* 83, 5-6, p. 429-461.
Vandel (A.) — 1941*a* — Recherches sur la génétique et la sexualité des Isopodes terrestres. — VI. Les phénomènes de Monogénie chez les Oniscoïdes. *Bull. Biol. Fr. Belg.,* 75, p. 316-363.
Vandel (A.) — 1941*b* — Recherches sur la génétique et la sexualité des Isopodes terrestres. — VII. Sur la longévité des spermatozoïdes à l'intérieur de l'ovaire d'*Armadillidium vulgare. Bull. biol. Fr. Belg.,* 75, p. 364-368.
Vandel (A.) — 1958*a* — Sur l'édification de logettes de mue et de parturition chez les Isopodes terrestres troglobies, et sur certains phénomènes de convergence observés dans le comportement des animaux cavernicoles. *C. R. Acad. Sci.,* 247, p. 1538-1540.
Vandel (A.) — 1958*b* — Existe-t-il des Isopodes pigmentés et aveugles ? *Notes biospéo.,* 13, p. 67-69.
Verhoeff (C. W.) — 1900 — Zur biologie von *Ischyropsalis. Zool. Anz.,* 23, p. 106-107.
Wallstabe (P.) — 1908 — Beiträge zur kenntnis der Entwicklungs geschichte der Araneinen. Die Entwicklung der äusseren Form und Segmentierung. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.,* 26, p. 683-712, pl. 38-39.
Warren (E.) — 1933 — On Atypical modes of Sperm Development in certain Arachnids. *Ann. Natal. Mus.,* 7, 2, p. 151-194.
Weyer (F.) — 1935 — Ueber drüsenartige Nervenzellen im Gehirn der Honigbiene. *Zool. Anz.,* 112, p. 137-141.

WHITELEY (D. A.) — 1961 — Unusual feeding habits of a Harvestman (Opiliones). *Ent. Mon. May.*, 97, p. 187.
WINKLER (D.) — 1957 — Die Entwicklung der aüsseren Körpergestalt bei den *Phalangiidae* (Opiliones). *Mitt. Zool. Mus. Berl.*, 33, p. 355-389.
WOLFF (E.) — 1936 — Les bases de la tératogenèse expérimentale des Vertébrés amniotes d'après les résultats de méthodes directes. *Thèse Fac. Sci. Strasbourg*, p. 1-375, pl. 1-3.
WOLSKY (A.) — 1950 — Changes in the reponse of silkworm eggs to rotational force during cleavage. *Nature*, 165, p. 119.
WOLSKY (A.) — 1962 — Oxydative metabolism and ammochrome synthesis in Insects. XI[e] *inter. Kongress entom. Wien.*, 23, 17, p. 189-193.
YOSHIKURA — 1954 — Embryological studies on the Liphistiid spider *Heptathelma kimura. Kumanoto. J. Sci.*, ser. B, 1, 3, p. 41-48, 1 pl.

ADDENDUM.

Ouvrage paru depuis la rédaction de ce mémoire.

VANDEL (A.) — 1964 — Biospéologie. La Biologie des Animaux cavernicole. Gauthier-Villars.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Siro rubens (fig. 1, 2) ; *Odiellus gallicus* (fig. 3, 4, 5, 6).

Halmi ; bleu alcian - hémalun - phloxine (fig. 1, 2, 3, 5, 6) ; contraste interférentiel (fig. 4).

Fig. 1. — Aspect du testicule d'un mâle adulte ; noter un cyste avec deux types de cellules ; × 1000.

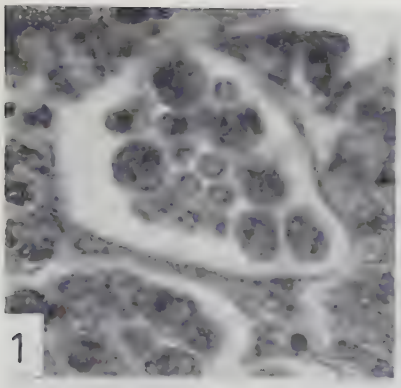
Fig. 2. — Boule spermatique dans le testicule ; × 1000.

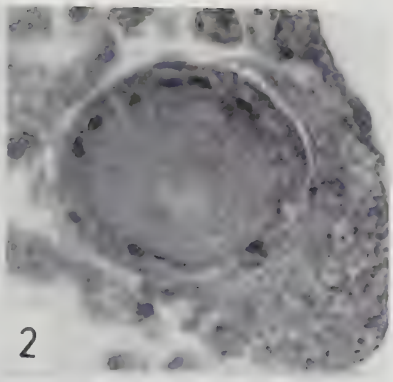
Fig. 3. — Œil de la larve, quelques minutes après l'éclosion. Coupe transversale ; × 340.

Fig. 4. — Chélicères symèles, en vue dorsale ; × 150.

Fig. 5. — Coupe transversale du système nerveux d'une larve normale avant l'éclosion (stade Lc) ; × 150.

Fig. 6. — Coupe transversale du système nerveux d'une larve ayant les pattes 1 symèles ; noter la fusion et la diminution du volume des deux moitiés sous-œsophagiennes de la masse nerveuse ; × 150.





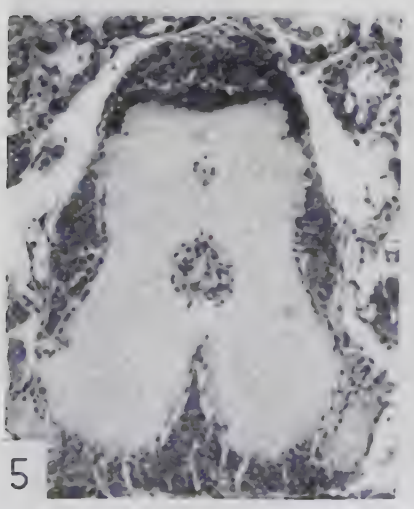


Planche I.

PLANCHE II.

Innervation des plaques paraganglionnaires
et système sympathique stomato-gastrique de *Trogulus nepaeformis*.

Carnoy ; imprégnations argentiques selon Holmes (fig. 1, 2, 3). Halmi ; hématoxyline-érythrosine (fig. 4) ; bleu alcian - hémalun - phloxine (fig. 5).

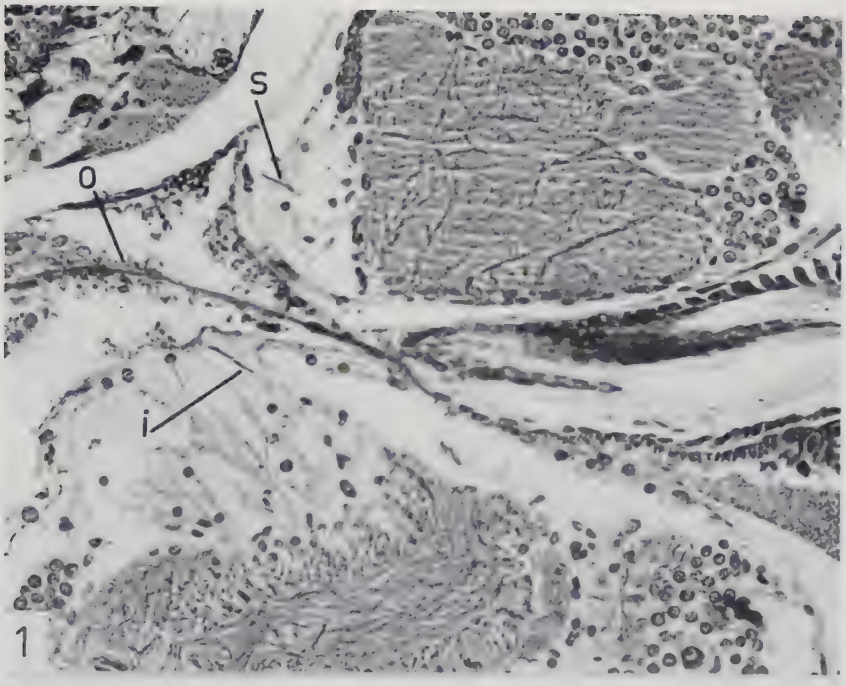
Fig. 1. — Coupe parasagittale du système nerveux ; *s* = nerf supérieur des plaques paraganglionnaires ; *o.* = nerf œsophagien ; *i.* = nerf inférieur des plaques paraganglionnaires ; × 240.

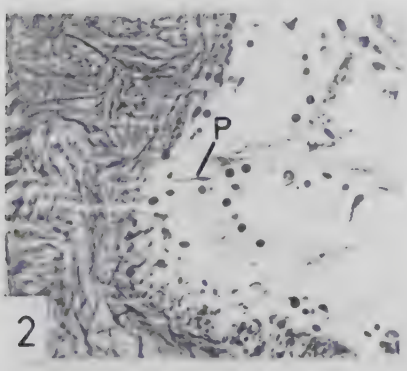
Fig. 2. - Coupe parasagittale de la partie postérieure du système nerveux, un peu plus latérale que la précédente ; *p.* = nerf principal des plaques paraganglionnaires ; × 240.

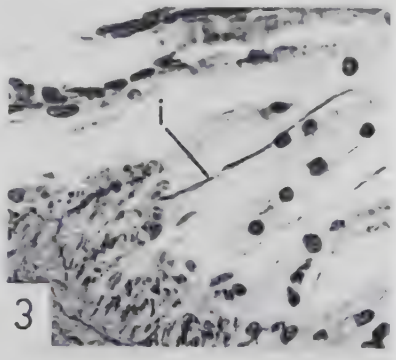
Fig. 3. — Détail du nerf inférieur (*i*) des plaques paraganglionnaires, à sa sortie du neuropile de la masse nerveuse sous-œsophagienne ; coupe parasagittale, × 330.

Fig. 4. - Coupe transversale au niveau de la partie postérieure du syncérébron ; *n.* = neurilemme péri-œsophagien ; *o.* = nerf œsophagien ; × 260.

Fig. 5. — Coupe transversale de l'œsophage, en arrière du système nerveux ; *œ.* = organe œsophagien ; × 260.







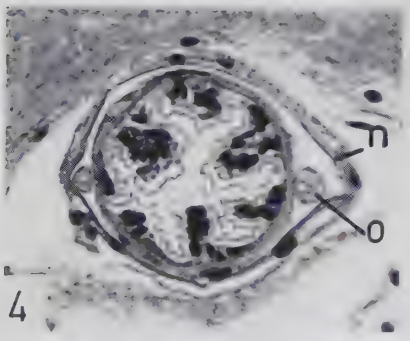


Planche II.

PLANCHE III.

Cellules neurosécrétrices.

Halmi ; bleu alcian - hémalun - phloxine.

Fig. 1. — *Trogulus nepaeformis.* Cellule neurosécrétrice sous-œsophagienne, située au niveau des ganglions des pattes de la quatrième paire ; × 940.

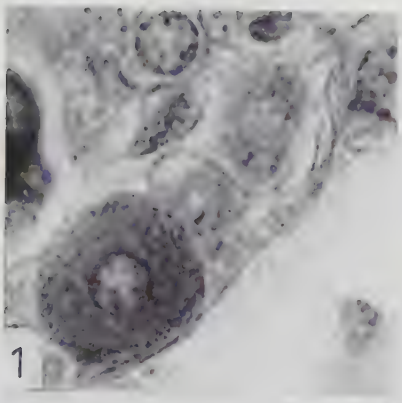
Fig. 2. *Trogulus nepaeformis.* Cellule neurosécrétrice protocérébrale, latérale, située contre le neuropile et les *globuli* des *corpora pedunculata* ; coupe parasagittale, × 940 .

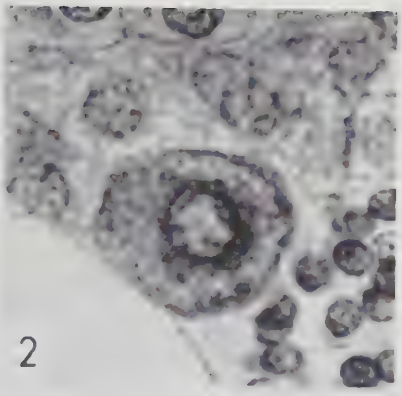
Fig. 3. — *Scotolemon lespesi.* Cellule neurosécrétrice protocérébrale aborale ; × 1500.

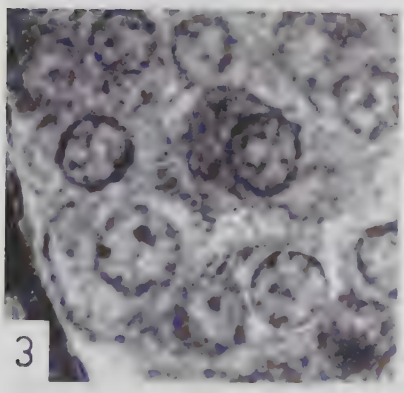
Fig. 4. — *Scotolemon lespesi.* Cellule neurosécrétrice sous-œsophagienne, située au niveau des ganglions des pattes de la troisième paire ; coupe parasagittale ; × 1500.

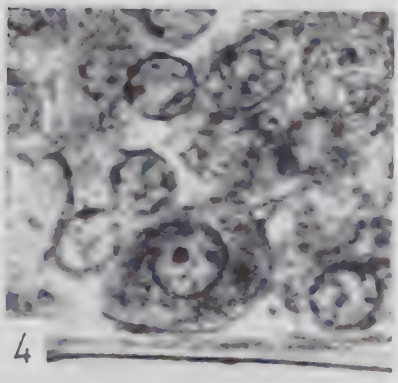
Fig. 5. — *Ischyropsalis helwigii müllneri.* Cellule neurosécrétrice orale ; coupe transversale ; × 940.

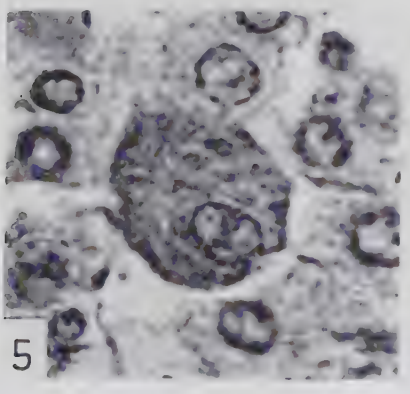
Fig. 6. — *Ischyropsalis helwigii müllneri.* Cellule neurosécrétrice sous-œsophagienne, située au niveau des ganglions abdominaux ; coupe parasagittale ; × 940.











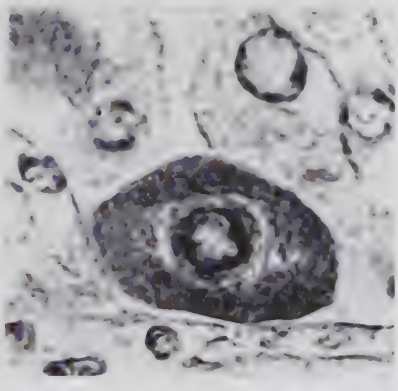


PLANCHE III.

PLANCHE IV.

Cheminement du produit de neurosécrétion ;
plaques paraganglionnaires ; formation « glandulaires ».

Halmi ; bleu alcian - hémalun - phloxine (fig. 1, 2, 4, 6) ; fuchsine paraldéhyde - hémalun - picro-indigocarmin (fig. 3, 5).

Fig. 1. — *Scotolemon lespesi.* Cheminement du produit de neurosécrétion dans le neuropile chélicérien ; coupe parasagittale ; × 650.

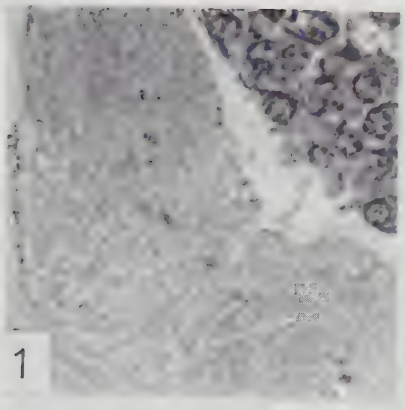
Fig. 2. — *Scotolemon lespesi.* Partie latérale d'une plaque paraganglionnaire (*p*) coupe parasagittale ; × 1000.

Fig. 3. — *Trogulus nepaeformis.* Cheminement du produit de neurosécrétion des cellules sous-œsophagiennes (coupe sagittale) ; noter les trachées métamériques sagittales séparant le neuropile des segments des pédipalpes, des pattes 1, des pattes 2, et le produit de neurosécrétion qui remonte vers les nerfs principaux des plaques paraganglionnaires ; × 650.

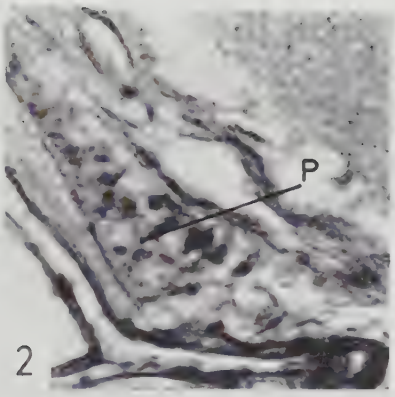
Fig. 4. — *Trogulus nepaeformis.* Partie latérale et sous-œsophagienne d'une plaque paraganglionnaire (*p*) ; noter les flaques de produit de neurosécrétion ; coupe parasagittale ; × 650.

Fig. 5. — *Ischyropsalis luteipes.* Formation « glandulaire » dans la partie antérieure des *globuli* des *corpora pedunculata* d'une nymphe 3 ; × 850.

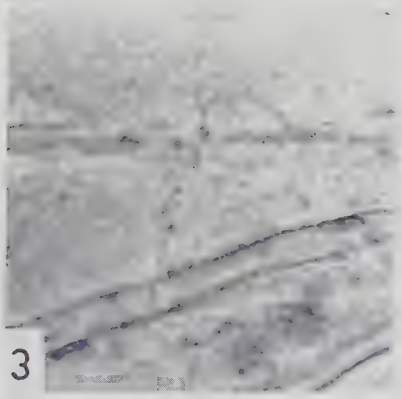
Fig. 6. — *Trogulus nepaeformis.* Formation « glandulaire » antérieure, gauche, à la limite des *globuli* des *corpora* et des neurones paramédians du cerveau ; coupe frontale ; × 850.



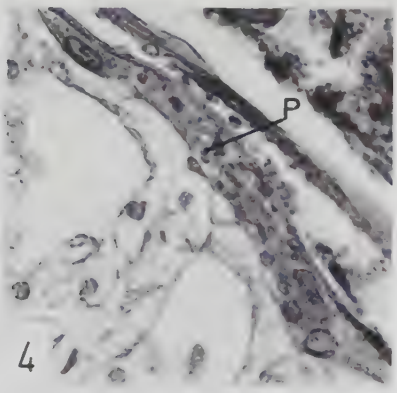
1



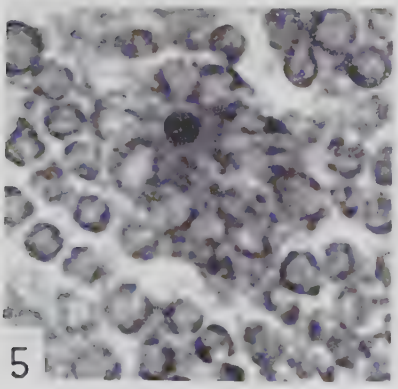
2



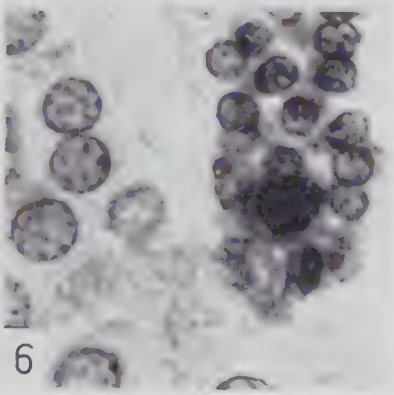
3



4



5



6

Planche IV.

Vu et permis d'imprimer :

Toulouse, le 21 janvier 1964.

Le Recteur,
Président du Conseil
de l'Université,

Vu et approuvé :

Toulouse, le 17 janvier 1964.

Le Doyen,

Achevé d'imprimer le 15 Juin 1964.

M. Declume, Imprimeur, Lons-le-Saunier — 300-64-280.
Juin 1964 « Dépôt légal 2e trimestre, N° 5531 ».

Printed in France.